



LIMNOLOGÍA DE LA LAGUNA DE CARRALOGROÑO (ÁLAVA): UN MODELO FUNCIONAL PARA LAS LAGUNAS SALINAS MEDITERRÁNEAS

Memoria presentada por Carmen Fernández-Enríquez Blanco-Magadán,
para optar al grado de Doctora en Ciencias (Biológicas).

2010

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS

Departamento de Ecología



LIMNOLOGÍA DE LA LAGUNA DE CARRALOGROÑO (ÁLAVA): UN MODELO FUNCIONAL PARA LAS LAGUNAS SALINAS MEDITERRÁNEAS

Memoria presentada por Carmen Fernández-Enríquez Blanco-Magadán, para
optar al grado de Doctora en Ciencias (Biológicas).

Directores:

Eugenio Rico Eguizábal

Departamento de Ecología

Universidad Autónoma de Madrid

Antonio Camacho González

Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva

Universidad de Valencia

Marzo 2010

AGRADECIMIENTOS

Después de siete años desde que esto comenzó, lo más importante de todo lo que queda en el camino son las personas a las que quiero dar las gracias por haber estado ahí de uno u otro modo.

A Eugenio, por darme la oportunidad de conocer este mundo de la investigación, por mostrarme algunos de los lugares más increíbles del país Vasco, y por confiar en mí y darme toda la libertad para trabajar a mi aire.

A Toni, por dirigir en la distancia, porque siempre has tenido un momento para contestar mis dudas, a pesar de tu salud y de tus otros doctorandos y faenas, y por tus ánimos en los momentos más duros.

A Adel, ¡qué decir de Adel! No sé si te debo más de la ayuda en lo académico o en lo personal. Voy a echar mucho de menos los muestreos juntos, esos paseos en barca, esas cenas, y muchos kilómetros en la furgoneta con sabina de banda sonora....gracias por todo, pero sobre todo por animarme siempre. Espero que nuestra relación profesional no se acabe aquí, la personal estoy segura de que no lo hará.

A la gente del departamento de Ecología de la UAM, sobre todo a los becarios, a los pata negra y a los chopped pork, pero también a los profes. A Susana, Paloma, María, Irene, Paula, Cris, chicas, gracias por las risas y los llantos, por escuchar y compartir, por estar ahí. También a Pablo, Pedro, Berta, Erik, Lucas, Pipo, Marieke, Diego, Paco, Berta, Desi, Carlos, Irene, Elisa, Nacho, Juan,....., y a muchos que se fueron pero que siguen ahí: Álvaro, Sergio, Iker, Pablo, Xurde, Irene, Montse, Jose, Bea, Driss, Carla, Sandra, Diego, Isa...Sin todos vosotros todo este esfuerzo no hubiera merecido la pena. De verdad, lo mejor que saco de estos años en el departamento es haberos conocido. Sé que os echaré tanto de menos...

Se me pasan por la cabeza muchos nombres de gente que ha hecho posible las diferentes fases del trabajo. A todos los que prestaron su ayuda en los innumerables muestreos: Adel, Álvaro, Eugenio, Toni, Andrea, Verena, Roberta, Illaria, Laura, Jose, Bea, Gorka, Enrique, Teresa, Pablo, Istar, Irune, Andrés, Eduardo, Ana, Leopoldo..., gracias por pasarlo bien y mal conmigo en tantas horas de muestreos, por aguantar el frío y el calor y compartir los caldos y los platos. A Delia, Giampaolo y María, por su paciencia con mis dudas sobre el zooplancton. De nuevo a Adel, Álvaro, Jose, Andrea, y Verena en Madrid, y Nieves y Sara en Valencia, por ayudarme con el trabajo de laboratorio. En la

identificación del zoobentos, me echaron una mano Andrea, Verena y Eugenio, y por supuesto Jorge, que fue el que me introdujo en el maravilloso mundo de los macroinvertebrados acuáticos. Gracias también a Leopoldo por resolverme mis dudas de los macrófitos. La identificación del fitoplancton y el fitobentos se la debo a Adel, nunca podré pagártela. Y en la fase de escritura y maquetación final, además de a Eugenio y a Toni, por supuesto, tengo que agradecer a Eduardo, por sus comentarios humildes y constructivos, de nuevo a Gorka, por las horas echadas con los mapas, la portada, y por tus consejos de estilo, a Irene, que llegó de Argentina como caída del cielo, justo a tiempo para echarme una mano con el maldito índice y a Jorge, gracias por tus virguerías con las fotos.

A la gente del País Vasco, por mimarnos y darnos de comer. Sobre todo a Andrés y a Inma, por hacernos sentir en casa, por los chuletones y las ensaladas.

A mi madre, por pensar siempre primero en los demás, pero sobre todo por cuidar a tu nieto mejor que yo misma, mientras yo escribía la tesis que tú en tu día no pudiste terminar por cuidarme a mi. A mi padre, porque siempre has estado ahí para lo que fuera, y porque sé que para ti somos lo más importante, y me lo demuestras con cada gesto. Al resto de mi familia: hermanos, cuñados, suegros, tíos, primos...por preguntarme y apoyarme.

A mis amigos. Los Inuit, por supuesto: Iru, Sara, Pablo, Santi, Irene, Espe, Cinta, Ainhoa, Jose,... y los otros scout: Andrés, Paula, Ana, Luis, Ili, Elena, Juan,...A mis niñas de la carrera...Istar, Esther, Rebe y Charo...y a otros biólogos que ya veo menos pero recuerdo... Juan, Diegos, Anas, Nacho, Iñaki, Belén, Luis...y por supuesto a los que han ido viniendo y ocupando lugares muy importantes en mi vida: Aure, Mariajo, Gorka L.,...y a muchos que seguro que me dejo en el tintero.

Y por último, sin que el orden de idea de la importancia de su papel en esta tesis, a mis chicos. A Gorka, porque consigues sin esfuerzo que me levante cuando caigo, que de repente lo vea todo claro, porque no existe para mi nadie mejor con quien compartirlo todo, porque esta tesis tiene mucho tuyo, por todo lo que hemos vivido ya juntos y por lo que nos queda. A Pablo, el más joven ayudante de muestreo de la historia de la limnología, por enseñarme lo que de verdad es importante, por sacarme siempre una sonrisa en los momentos difíciles, porque espero que me perdones estos últimos meses de ausencia. Y al “hermanito bebé”, que parece que se llamará Teo, porque ya antes de nacer has tenido un papel imprescindible dando las fuerzas necesarias a mamá para levantarse y ponerse a escribir cada día, y poniendo una fecha final al trabajo de tanto tiempo.

ÍNDICE

1.	INTRODUCCIÓN.....	15
1.1.	Antecedentes	16
1.2.	Justificación y contexto jurídico.....	18
1.3.	Objetivos.....	21
1.4.	Estructura de la memoria de tesis	22
	PRIMERA PARTE: DESCRIPTIVA	23
2.	ÁREA DE ESTUDIO	25
2.1.	Introducción	25
2.2.	Localización del área de estudio	25
2.3.	Caracterización de la cuenca.....	27
2.3.1.	Clima	27
2.3.2.	Geología.....	30
2.3.3.	Hidrogeología	31
2.3.4.	Hidrología de la laguna.....	33
2.3.5.	Génesis y morfología.....	40
2.3.6.	Vegetación	41
2.3.7.	Medio humano y usos del suelo	42
3.	CARACTERIZACIÓN FISICOQUÍMICA.....	45
3.1.	Introducción	45
3.2.	Metodología	46
3.3.	Resultados	50
3.3.1.	Transparencia del agua	50
3.3.2.	Temperatura	51
3.3.3.	Oxígeno disuelto	52
3.3.4.	pH.....	54
3.3.5.	Conductividad eléctrica	55
3.3.6.	Composición iónica.....	56
3.3.7.	Fósforo.....	59

3.3.8.	Nitrógeno	61
3.3.9.	Silicatos	62
3.3.10.	Análisis de la relación entre las variables fisicoquímicas	63
3.4.	Discusión	66
3.5.	Conclusiones	76
4.	COMUNIDADES BIOLÓGICAS	77
4.1.	Introducción	77
4.2.	Metodología	80
4.3.	Resultados	86
4.3.1.	Bacterioplancton	86
4.3.2.	Fitoplancton	87
4.3.3.	Fitobentos	105
4.3.4.	Macrófitos	107
4.3.5.	Zooplancton	111
4.3.6.	Zoobentos	113
4.4.	Discusión	118
4.4.1.	Bacterioplancton	118
4.4.1.	Fitoplancton	118
4.4.1.	Fitobentos	123
4.4.1.	Macrófitos	127
4.4.2.	Zooplancton	130
4.4.3.	Zoobentos	133
4.4.4.	Dinámica conjunta de la comunidad	135
4.5.	Conclusiones	137
	SEGUNDA PARTE: FUNCIONAL	139
5.	ASIMILACIÓN DE CARBONO Y NITRÓGENO	141
5.1.	Introducción	141
5.1.1.	Justificación	141
5.1.2.	Isótopos estables	142
5.2.	Metodología	144

5.2.1.	Asimilación de Carbono y Nitrógeno inorgánicos.	144
5.2.1.1.	Los isótopos estables aplicados a la asimilación de nutrientes.....	144
5.2.1.2.	Diseño experimental.	145
5.3.	Resultados	154
5.3.1.	Actividad fotosintética.....	154
5.3.2.	Asimilación de Nitrógeno inorgánico por los productores primarios.....	167
5.3.2.1.	Resultados generales.....	167
5.3.2.2.	Fitoplancton	169
5.3.2.3.	Fitobentos.....	170
5.3.2.4.	Macrófitos	171
5.3.2.5.	<i>Bloom de Cladophora fracta</i>	174
5.4.	Discusión	175
5.4.1.	Actividad fotosintética.....	175
5.4.2.	Asimilación de Nitrógeno inorgánico por los productores primarios.....	183
5.5.	Conclusiones	187
6.	EFFECTOS DE LA ADICIÓN DE NUTRIENTES.....	189
6.1.	Introducción	189
6.2.	Metodología	191
6.3.	Resultados	198
6.3.1.	Variables fisicoquímicas.....	199
6.3.1.1.	Conductividad eléctrica	199
6.3.1.2.	pH.....	200
6.3.1.3.	Oxígeno disuelto	201
6.3.1.4.	Fósforo	204
6.3.1.5.	Nitrógeno.....	206
6.3.2.	Comunidades biológicas.....	209
6.3.2.1.	Clorofila a.....	209
6.3.2.2.	Fitoplancton.....	211
6.3.2.3.	Macrófitos.....	221
6.3.2.4.	Producción primaria	223
6.3.2.5.	Bacterioplancton	225

6.3.2.6.	Zooplankton	227
6.3.2.7.	Zoobentos	232
6.4.	Discusión	235
6.4.1.	Mesocosmos	235
6.4.2.	Implicaciones a nivel ecosistémico	244
6.5.	Conclusiones	247
7.	INTERCAMBIO DE NUTRIENTES SEDIMENTO-AGUA	249
7.1.	Introducción	249
7.2.	Metodología	251
7.3.	Resultados	254
7.4.	Discusión	270
7.4.1.	Mesocosmos	270
7.4.2.	Implicaciones a nivel ecosistémico	275
7.5.	Conclusiones	277
8.	REDES TRÓFICAS	279
8.1.	Introducción	279
8.2.	Metodología	282
8.2.1.	Metodología de los isótopos estables para la descripción de redes tróficas...282	
8.2.2.	Diseño experimental.....283	
8.3.	Resultados	286
8.3.1.	Estructura y composición de la red trófica: $\delta^{15}\text{N}$	290
8.3.1.1.	Descripción de niveles tróficos a partir del fraccionamiento teórico291	
8.3.1.2.	Ajuste a niveles tróficos y cálculo de fraccionamiento a partir de hábitos alimentarios.....294	
8.3.2.	¿Qué información adicional aportan los resultados de $\delta^{13}\text{C}$?.....301	
8.4.	Discusión	308
8.5.	Conclusiones	320
TERCERA PARTE: DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES		321
9.	DISCUSIÓN GENERAL.....323	
10.	CONCLUSIONES.....331	

11.	BIBLIOGRAFÍA.....	335
	ANEXOS.....	361
	ANEXO 1. FISICOQUÍMICA	363
	ANEXO 2. COMUNIDADES BIOLÓGICAS.....	365
	ANEXO 3. BIOENSAYO ADICIÓN DE NUTRIENTES.....	371

*El crujir de las botas en invierno,
las aves que encontraron su reposo,
los olores salvajes de la vida,
los restos color sangre del otoño.*

*Los colores de un paisaje siempre nuevo,
sabores de una tierra que no engaña,
la mano de los hombres que te hiere,
háblame, dime qué te pasa.*

*La cascada de nubes en las peñas,
el sol abrasador y el viento helado,
cómo llega a pesar lo que se ha amado.*

*Anuncia ya el descanso merecido
el cielo rosa al fin de la jornada,
y el sabor que resucita y también mata.*

Madrid, febrero de 2010



“Véase pues, como todo este mundo, casi olvidado en los libros, que no vive en las aguas dulces ni en las marinas, ofrece al investigador una sarta de problemas, que no llegan a ahogar un sentimiento de admiración hacia estas desviadas sendas de la vida”.

(R. Margalef, 1950. La vida en las aguas saladas no marinas)

1. INTRODUCCIÓN

Una de las áreas de estudio más interesantes dentro de la limnología es la que se ocupa de las lagunas salinas continentales. El principal motivo es que, desde el punto de vista ecológico, se trata de ambientes de gran singularidad. Además, la relativa escasez de estudios integrales acerca de su funcionamiento justifica aún más la necesidad de realizar trabajos como el que aquí se presenta, ya que pueden servir de modelos funcionales respecto a las características ecológicas de estas lagunas.

Los ambientes salinos pueden constituir marcos ideales sobre los que experimentar para poner a prueba nuestras hipótesis, debido a la simplicidad de su estructura biológica. A esto se añade que, en muchas ocasiones, albergan especies adaptadas exclusivamente a las aguas salinas, y que, por tanto, no aparecen en otros ambientes.

Por otro lado, en muchas de estas lagunas, cuando son lo suficientemente someras, se da también la característica esencial de la temporalidad. Si la salinidad confiere singularidad a los ecosistemas y obliga a sus organismos a desarrollar mecanismos de adaptación, la temporalidad restringe aún más el conjunto de seres vivos capaces de soportar el importante control abiótico, que lleva a marcadas fluctuaciones intra e inter-
anuales de los procesos en los que están implicadas sus comunidades (Mitsch y Gosselink, 2000).

Muchos de estos ecosistemas proporcionan servicios fundamentales para la vida salvaje (hábitats de reproducción y búsqueda de alimento para determinadas especies asociadas a ellos) y para el ser humano (valor estético, recreativo, etc.) (Williams, 2006). Su ecología aún no se ha estudiado en profundidad, y muchos de ellos están desapareciendo a un ritmo creciente debido a la expansión agrícola, la alteración de los regímenes hidrológicos y la fragmentación de los hábitats (Robinson, 1995, Gibbs, 2000, Kingsford, 2000). Esta situación se intensifica con el cambio climático, por lo que su uso sostenible y su gestión efectiva son, en este momento, más importantes que nunca.

1.1. Antecedentes

Existen diversas publicaciones que se enmarcan en el estudio de ecosistemas acuáticos continentales salinos y/o someros en todo el mundo. En algunos casos se trata de estudios limnológicos generales o caracterizaciones de sistemas de este tipo centradas en determinadas regiones (Hammer, 1986, Mungoma, 1990, Seamant *et al.*, 1991, Williams, 1991, Khan, 2003a). Otros autores se han centrado en el estudio de la relación entre variables fisicoquímicas y otras relativas a las comunidades biológicas en este tipo de sistemas (Timms, 1993 y 1998, Williams, 1998, Wolfram *et al.*, 1999, Echaniz *et al.*, 2006, Schagerl y Oduor, 2008), o bien han abordado estudios más específicos sobre los distintos componentes de la biota (Timms, 1983, Blinn, 1993, Wollheim y Loworn, 1995, Detwiler *et al.*, 2002, Khan, 2003b).

Sin embargo, el verdadero interés de este trabajo no está en limitarse a la descripción de los elementos que conforman estos ecosistemas, sino que estriba en intentar comprender su funcionamiento, que podría comenzar por las entradas de materia y energía a través de los productores primarios. En este sentido, también se ha emprendido en ocasiones el análisis de los procesos de producción primaria y descomposición en sistemas salinos (Hammer *et al.*, 1973, Hall y Northcote, 1990, Robarts *et al.*, 1994, Evans *et al.*, 1995; Evans *et al.*, 1996, Hart y Loworn, 2000, Golubkov *et al.*, 2007, Oduor y Schagerl, 2007, Salm *et al.*, 2009), con objetivos como establecer diferencias o evaluar interacciones entre los diferentes productores presentes, valorar la influencia de los consumidores, o relacionar la producción primaria con variables fisicoquímicas como las concentraciones de nutrientes.

La producción primaria de los ecosistemas está estrechamente relacionada con la disponibilidad de nutrientes existente para los seres vivos que los habitan y que asumen dicha producción. Por este motivo, otros trabajos se han centrado en evaluar la disponibilidad de nutrientes y la limitación que la carencia de unos u otros ejerce sobre los productores primarios. Para ello, algunos han empleado bioensayos de adiciones controladas de nutrientes (Waiser y Robarts, 1995, Zimba, 1998, Waiser, 2001, Khan *et al.*, 2003, Jeppesen *et al.*, 2007), analizando la influencia de éstos y en ocasiones de otras variables fisicoquímicas o biológicas, sobre los propios organismos (fitoplancton, tapetes microbianos, epífitos, etc.), así como la respuesta de diferentes variables relacionadas con su dinámica, como la biomasa, la clorofila *a*, la actividad enzimática (Rose y Axler, 1998, Sinsabaugh, 1994), o la estructura y composición de las redes tróficas en las que están inmersos (Jakobsen *et al.*, 2004).

La relación con el sedimento, y los intercambios que tienen lugar entre éste y la lámina de agua, se convierte en una cuestión fundamental a tratar para comprender la dinámica de sistemas someros sometidos a períodos, cíclicos o no, de desecación e inundación. Sobre los mecanismos que intervienen en estos intercambios, sobre todo en los que implican a los principales nutrientes limitantes para los seres vivos, se encuentran también diversos trabajos en la literatura científica (Boström, 1988, Simon, 1989, Gardner *et al.*, 1991, Rysgaard *et al.*, 1999, Jin *et al.*, 2006, Wang *et al.*, 2007, Spears *et al.*, 2008, Wang *et al.*, 2008).

El estudio de las interacciones que se establecen entre los diferentes organismos para configurar la red trófica de un sistema concreto en un momento determinado, constituye una buena manera de aproximarse a la integración, en un mismo esquema, de todos los actores y los procesos en los que participan. Con este objetivo, surgen varios trabajos sobre redes tróficas en medios acuáticos que emplean la herramienta de los isótopos estables (de Niro y Epstein, 1978 y 1981, Peterson y Fry, 1987; Fry, 1991, Gu *et al.*, 1994, Vander Zanden *et al.*, 1999, Vander Zanden y Rasmussen, 1999 y 2001, Post, 2002, Vanderklift y Ponsard, 2003).

Si las lagunas someras salinas son un objeto extremadamente interesante de estudio dentro de la limnología, la Península Ibérica constituye un marco excelente para llevar a cabo dichas investigaciones. En determinadas zonas de la geografía peninsular confluyen las condiciones climáticas, hidrogeológicas y morfológicas ideales para la existencia de este tipo de ecosistemas lacustres, que incluyen extensas zonas con redes de drenaje pobre, cuencas endorreicas y precipitaciones escasas. Por este motivo, se han realizado numerosos trabajos en ambientes salinos en España.

En primer lugar, encontramos entre la literatura científica trabajos de clasificación de las lagunas salinas españolas (Montes y Martino, 1987; Martino, 1988, Alonso, 1998). De forma paralela, algunos autores se han preocupado por el estudio de las fluctuaciones, de gran importancia en la dinámica de los ecosistemas temporales en general (Comín *et al.*, 1991, Florín y Montes, 1998). Sin embargo, la mayor parte de las publicaciones destacadas están fundamentalmente basadas en el estudio descriptivo de las comunidades biológicas en relación con los factores ambientales, abordando la distribución y la ecología de diferentes tipos de organismos en esta clase de ambientes (García y Niell, 1993, Priebe y Florín, 1994, García *et al.*, 1995, García *et al.*, 1997, García-Gil, *et al.*, 1999, Boronat *et al.*, 2001, Camacho *et al.*, 2003a; García-Ferrer *et al.*, 2003, Fuentes *et al.*, 2005, Green *et al.*, 2005, Álvarez *et al.*, 2006, Boix *et al.*, 2008). Por otra parte, también se han abordado estudios sobre la dinámica de los nutrientes en lagunas salinas españolas (García-Ferrer *et al.*, 2003), en algunos casos a través del desarrollo de ensayos controlados de adición de los mismos (Alcorlo *et al.*,

2001), así como estudios de actividad enzimática (Álvarez y Guerrero, 2000, Camacho y Wit, 2003). Asimismo, el interés de algunos investigadores se ha centrado en describir la estructura de las redes tróficas y la influencia de factores bióticos y abióticos en el funcionamiento ecosistémico (Vidondo *et al.*, 1993, Florín *et al.*, 1994, Alcorlo *et al.*, 1997, 2001 y Díaz *et al.*, 1998), incluyéndose en algunos trabajos metodologías basadas en isótopos estables (Crehuet *et al.* 2007, Rojo *et al.* 2008).

1.2.Justificación y contexto jurídico

La laguna de Carralagroño constituye un ecosistema de singular valor ecológico gracias a sus características hidrológicas, fisicoquímicas y bióticas. Se trata de la laguna salina endorreica más septentrional de España y de Europa. Su dinámica endorreica, su salinidad y su temporalidad, así como las especies que han estado o están presentes en ella, la convierten en un hábitat no sólo muy interesante para ser estudiado, sino también necesitado de medidas de protección adecuadas que aseguren su conservación.

En este sentido, la laguna de Carralagroño está enmarcada en la definición de humedal o zona húmeda, contando así con una legislación específica que rige su protección y conservación.

Al amparo de la Ley de Aguas (29/1985, de 2 de agosto), y siguiendo las recomendaciones del Programa de Ordenación nº8 (“Protección de las Zonas Húmedas y otros Espacios Naturales relacionados con las Aguas Subterráneas”), contenido en el Libro Blanco de las Aguas Subterráneas, se desarrolló el “Inventario y Tipificación de las Zonas Húmedas de la España Peninsular”, donde aparecen las lagunas de Laguardia calificadas como de importancia internacional.

Siguiendo estas mismas directrices de la Ley de Aguas, el Gobierno Vasco encargó al Departamento de Ecología de la Universidad Autónoma de Madrid el estudio “Caracterización y Tipificación Ecológica de los humedales de interior de la Comunidad Autónoma del País Vasco” (Gobierno Vasco, 1994). Este estudio puso de nuevo de relieve la importancia internacional de las lagunas de Carralagroño y Carravalseca. Dicha valoración de Carralagroño se justifica por su extraordinaria singularidad como ecosistema salino en Europa, siendo además la laguna salina más septentrional de la Península Ibérica junto a las otras dos lagunas del complejo lagunar de Laguardia, del que forma parte. El mismo estudio recomienda aplicar a la laguna una protección de nivel regional o nacional.

Las Directrices de Ordenación del Territorio de la Comunidad Autónoma del País Vasco (Decreto 28/1997), consideraron que las zonas húmedas de la Comunidad Autónoma del País Vasco debían ser reguladas por un Plan Territorial Sectorial de las Zonas Húmedas, que definiera su estado y propusiera medidas de protección y ordenación específica. En el Avance de este plan, así como en el Plan Territorial Sectorial de Zonas Húmedas, definitivamente aprobado por Consejo de Gobierno Vasco (Decreto 160/2004), se corroboró el alto valor ecológico de las lagunas de Laguardia, la problemática de su conservación debido a las prácticas agrícolas y vertidos, y su fragilidad (Gobierno Vasco, 1998 y 2001). Como conclusión del diagnóstico final, se propuso una protección específica de las lagunas y la redacción de un Plan Global de las Zonas Húmedas de La Rioja Alavesa, donde se recogieran diversos proyectos de Recuperación y conservación de los humedales.

El Gobierno Vasco declaró Biotopo Protegido a las lagunas de Carralagroño, Carravalseca y Prao de la Paul, según el decreto 417/1995 del 19 de septiembre, que ordena su uso y establece que la Diputación Foral de Álava es el órgano gestor del Biotopo. Dicho decreto se modificó posteriormente con el decreto 255/1998 para incluir a la laguna de Musco dentro del Biotopo Protegido.

En la Resolución del 20 de noviembre de 1996, la Dirección General de Conservación de la Naturaleza del Ministerio de Medio Ambiente publicó la autorización para incluir las lagunas de Carralagroño, Carravalseca y Prao de la Paul en el convenio RAMSAR, relativo a humedales de importancia internacional, especialmente como hábitat de aves acuáticas.

En el contexto de la Directiva 2000/60/CE del Parlamento Europeo y del Consejo, de 23 de octubre de 2000, o Directiva Marco del Agua, por la que se establece un marco comunitario de actuación en el ámbito de la política de aguas, la laguna de Carralagroño está catalogada como Masa de agua, lo que supone que debe estar incluida en un programa de gestión regido por un estudio previo que tendrá por objeto preservarla como zona protegida, prevenir su deterioro reduciendo la contaminación debida a los vertidos y emisiones de sustancias peligrosas, así como mejorar y restaurar su estado hasta lograr alcanzar un buen estado químico y ecológico para el año 2015.

La importancia ecológica de la laguna de Carralagroño, y la necesidad de poner en marcha los mecanismos para alcanzar los objetivos fijados por la Directiva Marco, le llevó a ser incluida, por parte del Gobierno Vasco, junto con las otras lagunas del complejo de Laguardia, en una red de control de calidad ecológica de lagos y humedales interiores, que ha sido diseñada y supervisada por el Departamento de Ecología de la

Universidad Autónoma de Madrid (Gobierno Vasco, 2004, 2005, y 2006, y Agencia Vasca del Agua, 2008 y 2009).

La Comisión de las Comunidades Europeas, decidió (D.O.U.E. 21.09.2006) incluir a las Lagunas de Laguardia dentro de la lista inicial de los Lugares de Importancia Comunitaria (LICs) de la región biogeográfica Mediterránea, de conformidad con la Directiva 92/43/CEE, que rige el establecimiento de la Red Natura 2000.

A pesar de este aparente “blindaje legislativo” que posee la laguna de Carralagroño, desde hace unos años se viene ejerciendo sobre la ella una fuerte presión antrópica, basada fundamentalmente en la explotación agrícola de la práctica totalidad de su pequeña cuenca, que drena directamente a la laguna, a través del cultivo de la vid. La presencia de dichos cultivos viene provocando un incremento muy acusado de la entrada de nutrientes al sistema, así como un aumento considerable de la tasa de colmatación.

El conocimiento más profundo de las características hidrogeológicas, fisicoquímicas y bióticas de la laguna, así como de los procesos asociados a ella desde el punto de vista de los ciclos de materia y energía, y de la interacción entre sus diferentes compartimentos, resulta extremadamente interesante por la peculiaridad del sistema en sí. Además tiene una utilidad fundamental para contribuir a la mejor gestión de Carralagroño como ecosistema profundamente afectado por las actividades antrópicas. Esta necesidad se hace aún más acusada teniendo en cuenta el valor ecológico ya reconocido de la laguna, y siempre que se quiera evitar su creciente degradación como ecosistema.

Por si fuera poco, no existe ningún estudio integral previo realizado desde una perspectiva funcional completa que permita comprender este tipo de sistemas. Por ello, el presente trabajo pretende servir como modelo aplicable a la dinámica de las lagunas salinas españolas en ese sentido.

1.3.Objetivos

En relación con todo lo anteriormente expuesto, se aborda el presente trabajo en base a los siguientes objetivos:

- **Comprender la dinámica hidrológica de la laguna de Carralagroño.** Describir su funcionamiento como sistema endorreico, asociándolo a las características climáticas, a la geología de la región en la que se encuentra y a las perturbaciones antrópicas.
- **Caracterizar la laguna desde el punto de vista de la composición fisicoquímica de sus aguas.** Definirla atendiendo a su salinidad, saturación de oxígeno, pH y concentración de nutrientes, y tratar de encontrar patrones intra e interanuales a través del seguimiento prolongado en el tiempo de la dinámica de las variables.
- **Describir la biota de la laguna.** Realizar un estudio completo de todos y cada uno de los grupos principales de organismos que habitan en la laguna de Carralagroño, atendiendo a características como su diversidad, biomasa y estructura, así como a los cambios a los que están sujetas a lo largo del ciclo hidrológico debido a las variaciones ambientales.
- **Estudiar la asimilación de carbono y nitrógeno de los diferentes productores primarios.** Estimar la contribución de cada uno de ellos a la producción primaria y a la incorporación de nitrógeno en los distintos momentos del ciclo hidrológico, estableciendo comparaciones entre ellos. Evaluar el papel de la luz sobre la producción primaria y sobre la asimilación de los compuestos inorgánicos de nitrógeno.
- **Analizar los efectos de las entradas de nutrientes sobre el ecosistema.** Revelar la influencia de los nutrientes sobre las características del agua de la laguna, sus parámetros fisicoquímicos y sus comunidades biológicas. Inferir el papel que juegan los productores primarios en los ciclos de nutrientes, así como el efecto que concentraciones elevadas de éstos ejercen sobre la producción primaria y sobre la composición y abundancia de los consumidores.

- **Evaluar el intercambio que se produce entre agua y sedimento.** Detectar los mecanismos que intervienen en el secuestro de nutrientes por el sedimento o en su liberación a la columna de agua, y relacionarlo con la actividad biológica y con los procesos de producción y descomposición en los diferentes momentos del ciclo hidrológico.
- **Describir la estructura y el funcionamiento de la red trófica.** Definir los niveles tróficos que es posible asignar a los diferentes taxones o grupos, así como el tipo de redes que se constituyen. Inferir de qué manera se establecen y varían a lo largo del ciclo hidrológico las relaciones entre los distintos organismos que componen la red trófica. Estimar el fraccionamiento trófico entre los diferentes niveles para la laguna de Carralagroño.

1.4. Estructura de la memoria de tesis

La presente memoria de tesis se estructura a partir de los objetivos propuestos, de modo que cada uno de ellos se aborda en un capítulo diferente. Así, en una **primera parte** se aborda una aproximación más descriptiva. Ésta incluye, en primer lugar, las características hidrogeológicas de la laguna, asociadas a la caracterización del área de estudio, en segundo lugar, su composición fisicoquímica y, por último, la dinámica de los organismos que constituyen su biota. En la **segunda parte** de la memoria se abordan los aspectos más funcionales mencionados en los objetivos. Se comienza con la estimación e interpretación de la dinámica de asimilación de carbono y nitrógeno en diferentes condiciones de luz por parte de los distintos productores primarios. Seguidamente, se analizan los efectos de las entradas de nutrientes al sistema, tanto desde el punto de vista de la respuesta de las comunidades y de las variables fisicoquímicas, como desde la perspectiva de los posibles intercambios entre agua y sedimento. Finalmente, se analiza la estructura y composición de la red trófica de la laguna. Por último, en la **tercera parte**, se incluye una discusión general que permite integrar los aspectos más interesantes que surgen a lo largo de la tesis, seguida de las conclusiones generales. Se completa con anexos y bibliografía.

PRIMERA PARTE: DESCRIPTIVA

2. ÁREA DE ESTUDIO

3. CARACTERIZACIÓN FÍSICOQUÍMICA

4. COMUNIDADES BIOLÓGICAS

2. ÁREA DE ESTUDIO

2.1. Introducción

El clima, la geología y la geomorfología son factores determinantes en la definición de la morfología y del funcionamiento hidrológico de un sistema lenítico y de los acuíferos o cursos de agua asociados a él. Los cambios que sufre la lámina de agua de una laguna, así como los períodos de desecación, vendrán dados fundamentalmente por la interacción entre estas variables.

Las características morfológicas y la litología de la cuenca de drenaje condicionan fuertemente la composición fisicoquímica de una laguna. Pero no se debe olvidar, en sistemas tan intensamente ligados al ser humano, la importancia de sus actividades cotidianas en la morfología, hidrología y composición química de las aguas, y por tanto en la ecología del sistema.

El presente capítulo pretende servir de introducción descriptiva acerca de las características del medio natural (geología, hidrología, clima, etc.) en el que se encuentra la laguna de Carralagroño, que se toma como ecosistema modelo, así como del medio humano, que permita comprender más fácilmente los capítulos posteriores.

2.2. Localización del área de estudio

La laguna de Carralagroño se localiza en el término municipal de Laguardia, al sureste de la provincia de Álava. La localidad más próxima es Laguardia, que se encuentra a unos 1500m de distancia en línea recta en dirección noroeste. Otras localidades cercanas a la laguna son El Villar, El Ciego, Campillar, Lanciego, Navaridas o Páganos, todas ellas pertenecientes, junto con Laguardia, a la Comarca de La Rioja Alavesa (Comunidad Autónoma del País Vasco). La capital de provincia más próxima es Logroño, situada a tan sólo 17 kilómetros de la laguna (figura 2.1).

La Rioja Alavesa (en euskera *Arabako Errioxa*) es una de las siete comarcas o cuadrillas en las que se divide la provincia de Álava. Su denominación oficial es Cuadrilla de Laguardia-Rioja Alavesa (*Guardia-Arabako Errioxako Eskualdea* en euskera), y cuenta con una población de 11.283 habitantes (2008). La capital comarcal es Laguardia (*Biasteri*).

La zona de estudio se encuentra en la Unidad “Valles y Llanos de la Depresión Central”, correspondiendo a la subunidad de la “Sonsierra de Cantabria” (Gonzalo, 1981). Dos claros accidentes geográficos marcan sus límites norte y sur. Está delimitada al norte por la muralla de la Sierra de Cantabria y la Sierra de Toloño, que la separan del resto de Álava y al sur por el río Ebro, que la separa de la vecina comunidad autónoma de La Rioja (figura 2. 1). La Sonsierra riojana, formada por los municipios de Ábalos y San Vicente de la Sonsierra, situados al norte del río Ebro, pertenece a la comunidad autónoma de La Rioja, aunque geográficamente pertenezca a la ribera izquierda. La Sonsierra divide a la Rioja Alavesa en dos partes separadas: Labastida, situada al oeste, y el resto de municipios riojano-alaveses al este. Los límites con Navarra hacia el este no están basados en claros accidentes geográficos.



Figura 2.1. Localización geográfica de la laguna de Carralagroño, al sur de la Sierra de Cantabria, próxima a la localidad de Laguardia, con el río Ebro al sur y la ciudad de Logroño al sureste.

Topográficamente, la zona presenta planos inclinados hacia el sur limitados por escarpes, como mesetas escalonadas, con una pendiente media del 31%, desde lo alto de las cumbres (a unos 1450m) hasta la cota donde se inician los llanos (650-700m), a menos de 3km de distancia. Se trata, por tanto, de una sierra muy escarpada. Desde este punto hasta la laguna, que se encuentra precisamente en la zona llana al final de los escarpes, a 554m de altitud, hay unos 4km de distancia. Puesto que el desnivel que se

salva en esta última rampa es de unos 100m, la pendiente es mucho más suave (2,5%) (<http://carto.alava.net/cartografia/inicio.htm>).

La localización exacta de la laguna de Carralagroño queda definida por las coordenadas UTMx=535698 y UTM_y=4710354, y se recoge en la hoja 170, escala 1:50000 (Haro). El acceso a la laguna es posible a través de una carretera vecinal que sale a la derecha de la carretera comarcal A-124, que comunica Laguardia con Logroño, a una distancia de aproximadamente 1km de la salida de la localidad de Laguardia.

2.3. Caracterización de la cuenca

2.3.1. Clima

La laguna de Carralagroño puede enmarcarse en una zona de clima de tipo mediterráneo continentalizado. Se denomina así a un subtipo de clima mediterráneo que se localiza en la Meseta, la depresión del Ebro y parte de la depresión del Guadalquivir. Se caracteriza por unas condiciones invernales que suelen prolongarse en el tiempo, llegando a temperaturas muy bajas, y por veranos muy calurosos. Además, las precipitaciones son escasas, en torno a los 400 mm, y pueden aparecer en forma de tormenta en los meses de julio y agosto.

Para describir el clima de la región en la que se enmarca la zona de estudio, se han empleado datos de la estación meteorológica de Agoncillo (La Rioja), situada en las proximidades de Logroño, a unos 25km al sureste de la laguna de Carralagroño. Dichos datos fueron facilitados por la Agencia estatal de meteorología (AEMET) (figura 2.2).

La zona de estudio presenta unas temperaturas muy extremas, que varían entre una temperatura máxima absoluta de 40,6°C y un valor mínimo absoluto de -9,8°C. El valor medio de las máximas mensuales en el período de estudio es de 27,2°C, y la media de las mínimas mensuales es de 2,7°C. Por tanto, la región en la que se encuentra la laguna objeto de estudio presenta una amplitud térmica anual bastante alta. Las temperaturas máximas se registraron principalmente en el mes de agosto y las mínimas en el de diciembre.

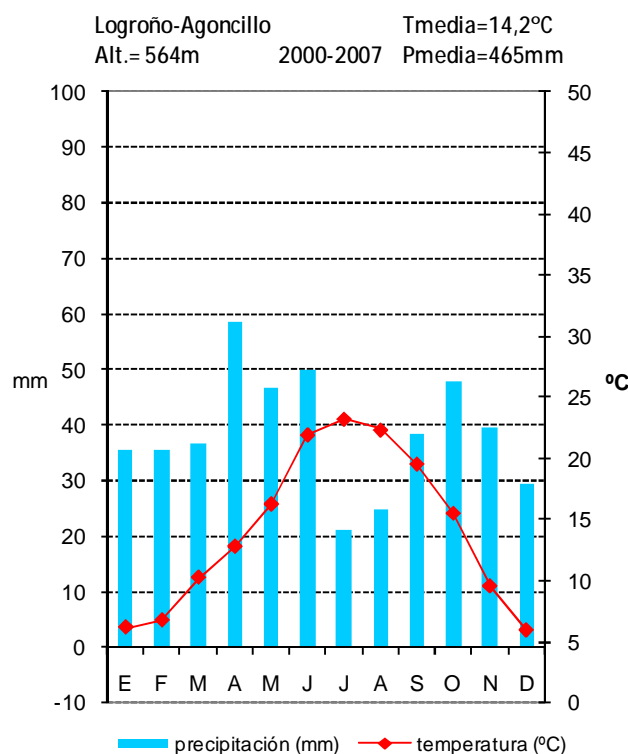


Figura 2.2. Climodiagrama del área de estudio. Precipitaciones y temperaturas medias mensuales de 2000 a 2007.

La precipitación media anual fue de 465mm entre 2000 y 2007. Se observa que las precipitaciones más importantes se dan en primavera (155mm de media), con un pico claro en el mes de abril (59mm de media), seguidas de las del otoño (117mm de media), que no son mucho más elevadas que las invernales (108mm de media). En verano se observa un valor elevado de precipitaciones medias en el mes de septiembre (38mm de media), mientras en los meses de julio y agosto se observan sucesos tormentosos puntuales.

Los vientos del noroeste (procedentes de la Sierra de Cantabria, y por tanto más fríos y húmedos) dominan en general en el área de estudio (figura 2.3). Son más frecuentes en otoño e invierno, aunque se observan días de verano en los que también aparecen, asociados a tormentas estivales (figura 2.4). En la serie de cadenas montañosas que van desde Lugo hasta Gerona existe una brecha definida por la fosa tectónica vasca con la forma de un triángulo que se localiza en la Comunidad Autónoma del País Vasco. Esta fosa hace que los montes sean, aunque intrincados, bajos, y permitan el paso de los vientos procedentes del Cantábrico. Así, en lugar de producirse el efecto Föhn debido a la proximidad de la Sierra, lo que sucede es que en verano el anticiclón de las Azores se halla alto y lanza vientos húmedos de norte a sur que consiguen penetrar en la Rioja

Alavesa. Estos vientos húmedos originan algunas precipitaciones en julio y en agosto (<http://www.riojalavesa.com>). El viento del sureste (procedente del valle del Ebro, y por tanto más cálido), es el segundo en importancia, y tiende a aparecer en mayor medida en los meses de primavera. Las rachas de mayores velocidades proceden del sur y del suroeste.

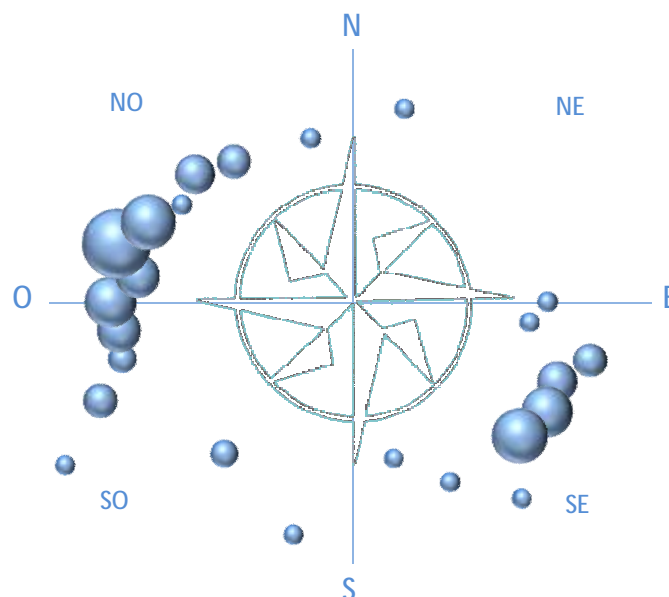


Figura 2.3. Frecuencia e intensidad del viento para las diferentes direcciones en el período 2000-2007. El área de las esferas se corresponde con la frecuencia de cada dirección de origen del viento, y su distancia al centro con la velocidad media de las rachas máximas mensuales de viento que se han observado con esa dirección.

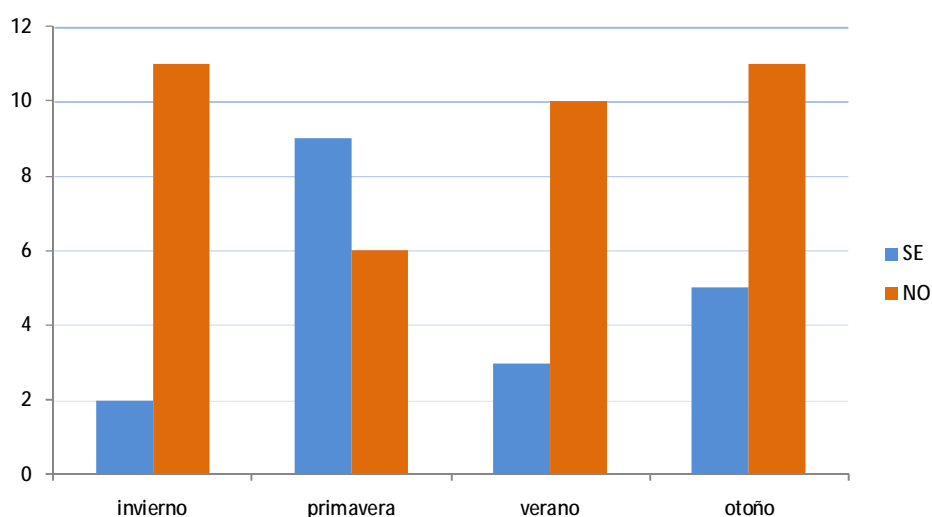


Figura 2.4. Frecuencia de meses en los que la racha máxima mensual que llega a la laguna corresponde a vientos procedentes del sureste o del noreste en cada una de las estaciones en el período 2000-2007.

2.3.2. Geología

Desde el punto de vista geológico, la laguna de Carralagroño se encuadra en la denominada “Cuenca o Surco Terciario del Ebro-Rioja”, perteneciente a la Cuenca del Ebro. Esta cuenca constituye una zona morfológicamente deprimida que se encuentra constituida por materiales fundamentalmente detríticos depositados en régimen continental. Estos materiales, que colmatan la depresión del Ebro, pertenecen al Mioceno Inferior y Medio y al Cuaternario. El sustrato preterciario o precenozoico en la Rioja Alavesa lo constituyen materiales del Triásico.

La Cuenca del Ebro se forma e individualiza en el transcurso del Paleógeno, que comienza hace aproximadamente 65 millones de años (tabla 2.1). Se pueden diferenciar dos etapas de relleno de la misma. En una primera etapa (Paleógeno a Eoceno superior) la cuenca se encontraba abierta a la comunicación con el mar, de modo que se vio afectada por transgresiones y regresiones sucesivas. Posteriormente la cuenca se cerró al mar, con lo que se enriqueció con abundantes aportes terrestres y grandes depósitos de evaporitas. Se trata de una etapa de sedimentación muy intensa (Mioceno) seguida de procesos erosivos (Plioceno). Como ocurrió con el resto de la Península Ibérica, la cuenca se elevó en altitud, comenzando su vaciado erosivo y el encajamiento de la red fluvial. Esta etapa de dismantelamiento se prolonga hasta la actualidad (Gobierno Vasco, 1996).

Tabla 2.1. Períodos geológicos en los que se enmarca la formación de la Cuenca del Ebro.

Era	Período	Época	M.A.B.P.
Cenozoico	Cuaternario	Holoceno	0,012
		Pleistoceno	2,588
	Neógeno	Plioceno	5,332
		Mioceno	23,03
		Oligoceno	33,9 ±0,1
	Paleógeno	Eoceno	55,8 ±0,2
		Paleoceno	65,5 ±0,3

Si se observan en detalle los materiales que constituyen el sustrato de la Cuenca de la laguna de Carralagroño, puede constatar que son básicamente materiales Terciarios (Mioceno inferior-medio) y depósitos aluviales y lagunares cuaternarios. Se enmarcan dentro de la “Facies de Haro”, que se caracteriza por materiales lútico-areniscosos como sustrato de la plataforma, es decir, lutitas finamente laminadas y areniscas calcáreas de grano fino y muy fino, intercaladas con otras de grano grueso. Dichos materiales y estructura son característicos de los paleocanales, que son cauces generados por erosión

que han sido rellenados y fosilizados por otros materiales. Pueden presentar tamaño muy variable, morfología diversa y relleno variado (arenas, gravas, etc.), y aparecen en medios sedimentarios muy distintos. Desde un punto de vista hidrogeológico, estos depósitos terciarios están clasificados como materiales de permeabilidad baja, tanto es así, que la hidrogeología clásica los consideraba como materiales impermeables. Únicamente escapaban a esta acepción los rellenos de tipo antropogénico y los depósitos aluviales o de fondo de valle, que rodean la plataforma de las lagunas. Dentro de los materiales de la cuenca, podemos distinguir:

- **Facies conglomerática:** Se sitúa en la parte más elevada. Conglomerado formado por cantos procedentes de grandes masas calcareníticas en matriz arenosa. Comprende desde lo alto del cerro donde está el pueblo de Laguardia hasta la franja situada a unos 622m de altitud donde empieza la facies de Haro. Esta formación es propensa a soportar flujos de agua de tipo laminar.
- **Depósitos lagunares:** Tienen como máximo un metro de profundidad. Se localizan en el fondo de las lagunas y en las áreas de inundación. Se trata principalmente de fangos-limos grises y negros, característicos de ambiente anóxico, con presencia de abundante materia orgánica. Debido a la sobresaturación de sulfatos y otros iones en el agua, se produce la cristalización de sales como yeso (CaSO_4) o halita (NaCl).
- **Depósitos aluviales:** Son muy escasos, debido al carácter básicamente erosivo de los arroyos.
- **Rellenos antropogénicos:** Acumulados para rellenar y allanar terrenos para el cultivo.

2.3.3. Hidrogeología

Puesto que la precipitación directa y la escorrentía no justifican la existencia de las lagunas, teniendo en cuenta los datos de precipitaciones (465mm/año como promedio) y las tasas de evaporación registradas (129mm/mes como promedio), debemos buscar explicación en los flujos subterráneos. A escasos centímetros bajo la superficie, el terreno permanece permanentemente inundado, ya que a esa profundidad, el balance entre la aportación subterránea y la evaporación de agua en el suelo está equilibrado, por lo que cualquier precipitación queda retenida en el vaso de las lagunas (Gobierno Vasco, 1996).

La existencia de las lagunas responde a un modelo hidrogeológico característico de los medios de baja permeabilidad, en los que se dan elevados gradientes hidráulicos locales a través de paleocanales o vías preferentes de flujo, que permiten que el nivel piezométrico forme una réplica suavizada de la superficie topográfica. Así, las zonas

elevadas funcionan como áreas de recarga y las zonas deprimidas funcionan como áreas de descarga. En dichas zonas se producen descargas difusas que dan lugar a las lagunas, o cuanto menos, se mantiene el nivel freático muy próximo a la superficie y se impide así la infiltración del agua de lluvia, mediante lo que se conoce como “drenaje impedido” (Gobierno Vasco, 1996).

El modelo matemático realizado (Gobierno Vasco, 1996) sitúa la recarga a nivel regional en la vertiente sur de la sierra de Cantabria, hasta la cota 750m, cuantificándola en 150mm/año. La descarga general se dirige hacia el río Ebro, a cote 405m, con unos valores de salida de 200mm/año. Sin embargo, en detalle, este mismo modelo define varias zonas de descarga entre las cotas de 570 y 540m, que coinciden con las lagunas de Laguardia. Así mismo, aparecen áreas de recarga locales en los terrenos circundantes a las mismas. (Gobierno Vasco, 1996).

Los datos geológicos, hidrogeológicos y estructurales descartan la hipótesis de la existencia de flujos de largo recorrido procedentes de la Sierra de Cantabria. Los flujos que llegan a las lagunas son de tipo local, corto recorrido, e independientes para cada laguna. Los valores de potencial hidráulico extraídos del modelo muestran la existencia de una componente de flujo vertical ascendente de al menos 200 ó 400m bajo las lagunas. Este dato, unido a la naturaleza poco permeable del medio, condiciona que las aguas experimenten un dilatado período de residencia (varias decenas de años) antes de aflorar. Esto ha sido corroborado por los análisis isotópicos de tritio y de ^{13}C (Gobierno Vasco, 1996). No obstante, hay que señalar que en la zona de descarga que constituye la laguna convergen flujos de recorrido notablemente distintos, por lo que en muy poco espacio de terreno la composición físico-química e isotópica puede cambiar. La laguna de Carralagroño se encuentra en una zona de descarga de flujos de agua subterránea que drenan una porción de terreno conformando la “zona de llamada”. Ésta viene marcada por la divisoria de los flujos subterráneos, que no coincide estrictamente con la divisoria que por topografía tienen las aguas superficiales. La “zona de llamada” queda definida por la diferencia de cota entre el fondo de la laguna y su entorno y los desniveles topográficos próximos que distorsionan el flujo de aguas subterráneas.

Cabe también destacar que la disolución de yeso y de halita en estos flujos subterráneos permite explicar en parte la salinización del agua, antes de que la evaporación, que es la causa más determinante de la salinidad de las lagunas, entre en juego. Esto queda demostrado a través de los análisis isotópicos y de concentraciones iónicas cuyos resultados se discuten en Gobierno Vasco, (1996).

2.3.4. Hidrología de la laguna

Se llama *endorreísmo* al fenómeno que permite que las aguas de escorrentía de una región desagüen a lagunas o lagos, sin salida superficial al exterior de la cuenca.

Hay varias causas que pueden dar lugar a una laguna endorreica. La zona en la que se encuentra la laguna objeto de estudio se calificaría como un área endorreica semiárida caracterizada por:

- precipitaciones entre 350 y 600mm anuales
- evaporación > precipitación durante al menos seis meses
- relieve alomado
- vegetación escasa y baja
- potencia de los suelos
- baja permeabilidad de los materiales

El complejo lagunar denominado “Lagunas de Laguardia”, del que forma parte Carralagroño junto con Carravalseca y Musco, constituye en la actualidad el único vestigio del amplio endorreísmo que existía en la Sonsierra Cantábrica (Gobierno Vasco, 1996). Se localiza en una meseta muy irregular situada al sureste de Laguardia y limitada a ambos lados por los barrancos del Arroyo San Ginés, el Barranco del Valle y el Pico Vallovera (figura 2.5). Esta meseta, denominada “plataforma de las lagunas”, ha quedado colgada en el relieve por el encajamiento de la red fluvial, constituyendo un paleorrelieve donde se conserva el ambiente palustre característico de las zonas semiáridas. Las lagunas de Carralagroño y Carravalseca son las únicas que conservan sus características palustres de las seis lagunas que inicialmente existían en dicha plataforma. Concretamente, las características del endorreísmo de las lagunas de Laguardia son:

- Las lagunas aparecen encajadas en alvéolos deprimidos a una cota aproximada de 550m, limitados por una corona de arenisca, que sirve de divisoria a otros alvéolos (figura 2.10).
- Su forma está condicionada por la litología y siempre es circular o elíptica, de fondo plano.
- El fondo de las lagunas es fangoso con limos de color oscuro que en profundidad pasan a grises. Estos limos poseen elevados contenidos de materia orgánica.
- Cuando las lagunas permanecen secas se forma una capa de sales en su superficie. En estos casos, el nivel freático suele mantenerse a escasos centímetros de la superficie.
- La evolución natural de estas cuencas endorreicas conduce a su destrucción por mecanismos de erosión remontante o aterramiento.

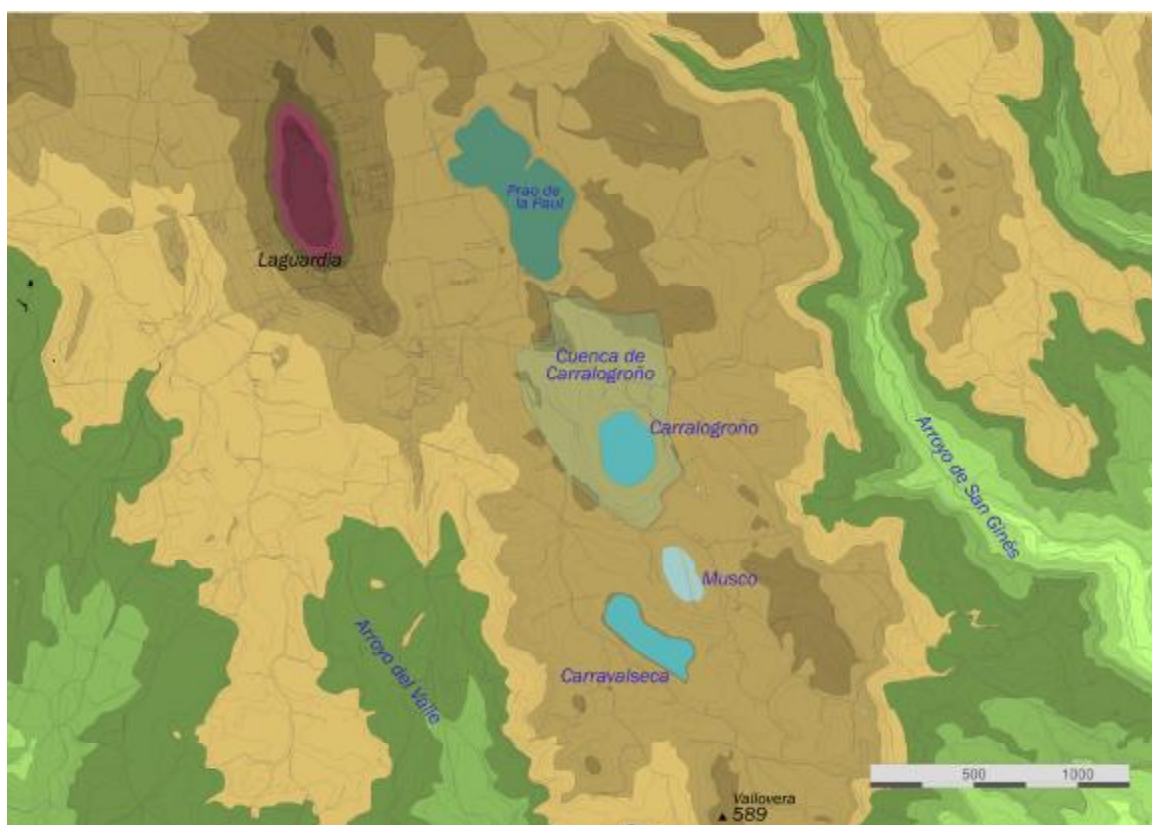


Figura 2.5. Complejo de las “Lagunas de Laguardia”, formado por la laguna de Carralagroño, la laguna de Carravalseca y la laguna en restauración de Musco. Al noroeste se observa la localidad de Laguardia y al norte la Balsa artificial del Pao de la Paul.

De las tres lagunas del complejo, tanto Carralagroño como Carravalseca mantienen su lámina de agua durante una parte del año, mientras que Musco, tras haber sido drenada, desecada y cultivada, se encuentra actualmente en proceso de recuperación tras algunas actuaciones de restauración. La red fluvial de la Rioja Alavesa pertenece a la margen izquierda del río Ebro, y por tanto a la vertiente Mediterránea. A pesar de tener una superficie de más de 2600km², ni los cauces ni las superficies de cuenca son de grandes dimensiones. El municipio de Laguardia carece de ríos importantes. Tan sólo existen pequeñas torrenteras procedentes de la Sierra de Cantabria cuyo caudal depende de las condiciones meteorológicas, y que generan multitud de vaguadas, barrancos y cicatrices en el terreno gracias a su gran capacidad erosiva en épocas de lluvia.

La cuenca vertiente de la laguna de Carralagroño tiene forma ovoide, con su eje mayor orientado aproximadamente de norte a sur. Ocupa una superficie de 59,8Ha., y tiene un perímetro de 3249m. Presenta un escaso relieve que ha sufrido abundantes modificaciones antrópicas, encaminadas principalmente a la adecuación del terreno para

el cultivo de la vid, aunque también debidas a infraestructuras viarias u otro tipo de construcciones (figura 2.6).



Figura 2.6. Cuenca de drenaje de la laguna de Carralagroño.

Debido a que el origen de los aportes de agua que llegan a la laguna son las precipitaciones y los flujos subterráneos, el comportamiento hidrológico de la laguna está estrechamente relacionado con las diferentes variables meteorológicas. Desde el año 2001, la laguna de Carralagroño ha sufrido tres tipos de ciclos hidrológicos respecto a la persistencia de su lámina de agua (figura 2.7):

- **Ciclos Secos:** La lámina de agua se mantiene durante menos de seis meses, y la profundidad máxima de la laguna no supera los 0,15m.
 - o *2001/2002:* La laguna mantuvo una lámina de agua muy somera ($Z_{\max}=0,09\text{cm}$) durante 4 meses, entre diciembre de 2001 y marzo de 2002. Posteriormente, los fenómenos tormentosos propios del verano mediterráneo, junto a unas temperaturas veraniegas frescas ($T_{\text{mv}}=19,6^{\circ}\text{C}$)¹ y un valor de insolación bastante bajo de mayo a septiembre (1231,3 horas), permitieron que la cubeta se inundara en el mes de agosto ($Z_{\max}=0,05\text{m}$), secándose de nuevo poco después. La

profundidad y persistencia de la lámina de agua de la laguna en un ciclo hidrológico concreto está muy relacionada con lo sucedido en el ciclo anterior. En este caso, la primavera del ciclo 2000/2001 fue muy seca, con valores muy bajos de precipitaciones (45mm), y la laguna permaneció seca durante la mayor parte del ciclo. Las lluvias del primer trimestre del ciclo 2001/2002 permitieron en primer lugar humedecer el sedimento de la laguna, y finalmente que se constituyera la lámina de agua^a. Sin embargo, las precipitaciones de la primavera no fueron suficientes para incrementar o mantener dicha profundidad. ($P_a=396\text{mm}$; $T_{ma}=13,9^\circ\text{C}$)¹.

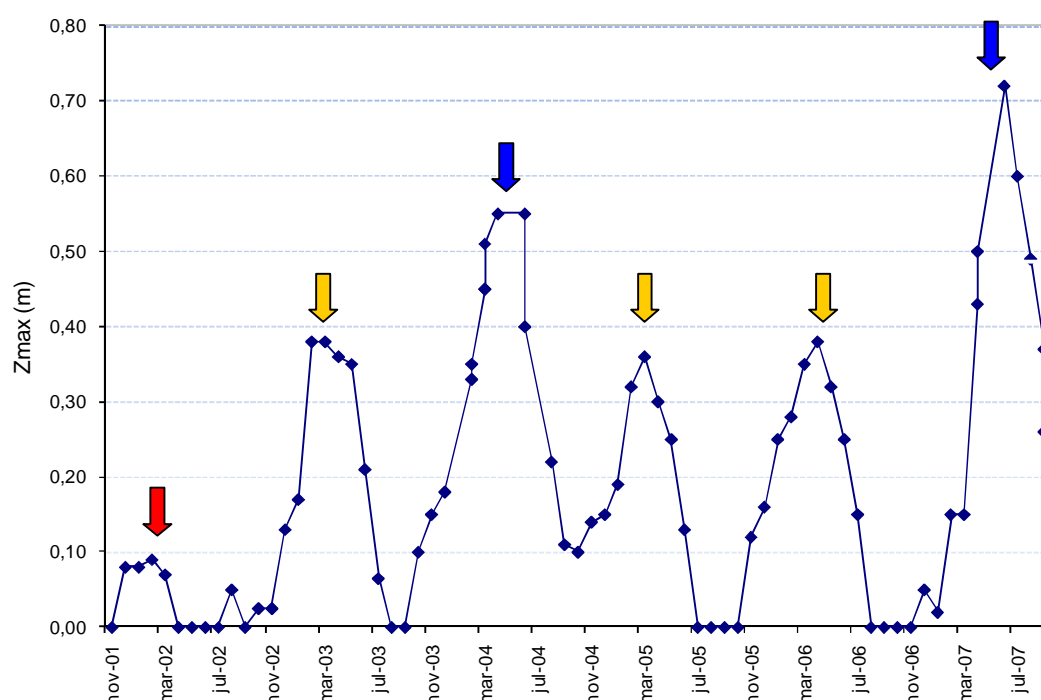


Figura 2.7. Profundidad máxima mensual en la laguna de Carralagroño entre noviembre de-2001 y septiembre de 2007. Los ciclos húmedos aparecen señalados con flechas azules, los ciclos intermedios con flechas amarillas y los secos con flechas rojas.

- **Ciclos Intermedios:** La profundidad de agua en la laguna comienza a crecer a partir de octubre-noviembre, alcanzando su máximo anual, en torno a 0,38m, a finales del invierno o a comienzos de la estación primaveral, entre finales de febrero y

¹ P_a : Precipitación anual; T_{ma} : Temperatura media anual calculada a partir de las medias mensuales; T_{mv} : Temperatura media verano (de las mensuales de mayo a septiembre).

mediados de abril. A partir de entonces, la evaporación aumenta y la profundidad va disminuyendo hasta secarse por completo la laguna entre los meses de julio y agosto.

- 2002/2003: Se da un volumen de precipitaciones bastante alto ($P_a=551\text{mm}$), pero de nuevo nos encontramos con la situación de un ciclo anterior muy seco. Además, tienen una gran influencia sobre el comportamiento de la lámina de agua las altas temperaturas observadas en este ciclo ($T_{ma}=15,1^\circ\text{C}$; $T_{mv}=22,1^\circ\text{C}$) (figura 2.8). La laguna se empieza a recargar en octubre, pero hasta diciembre su profundidad está por debajo de 0,05m. Alcanza su máxima profundidad en febrero, y comienza a evaporarse en abril, secándose totalmente en agosto.
- 2004/2005: Gracias a que en el verano de 2004 la laguna no se secó, y a pesar de que las precipitaciones fueron las más bajas en este ciclo ($P_a=265\text{mm}$), la lámina de agua se mantuvo con agua durante 9 de los 12 meses del ciclo hidrológico, siendo la profundidad máxima alcanzada de 0,36m, medida en el mes de marzo. A partir de entonces, y debido al escaso volumen de precipitaciones, el nivel empezó a bajar, hasta que la laguna se secó por completo en el mes de julio. Por tanto, a pesar de tratarse de un ciclo seco en cuanto a las precipitaciones, la lámina de agua no sufrió demasiado las consecuencias de dicha sequía debido sobre todo a las condiciones de partida. Las temperaturas medidas en este ciclo ($T_{ma}=13,9^\circ\text{C}$; $T_{mi}=8,8^\circ\text{C}$; $T_{mv}=21,1^\circ\text{C}$)² fueron ligeramente más frías que la media de los seis ciclos estudiados.
- 2005/2006: El volumen de precipitaciones de este ciclo fue moderadamente alto ($P_a=532\text{mm}$). Se observaron al mismo tiempo los valores de insolación más altos de los seis ciclos estudiados (2448 horas, casi 100 horas por encima del promedio de los seis años), circunstancia que pudo haber provocado que la lámina de agua no alcanzara mayor profundidad. Las temperaturas medidas se situaron muy próximas a las medias de los seis ciclos ($T_{ma}=14,2^\circ\text{C}$; $T_{mv}=21,2^\circ\text{C}$). La laguna presentó lámina de agua completa a partir del mes de noviembre, alcanzando la profundidad máxima (0,38m) en abril, y secándose de nuevo en el mes de agosto.

² T_{mi} : Temperatura media de los meses de octubre a abril.

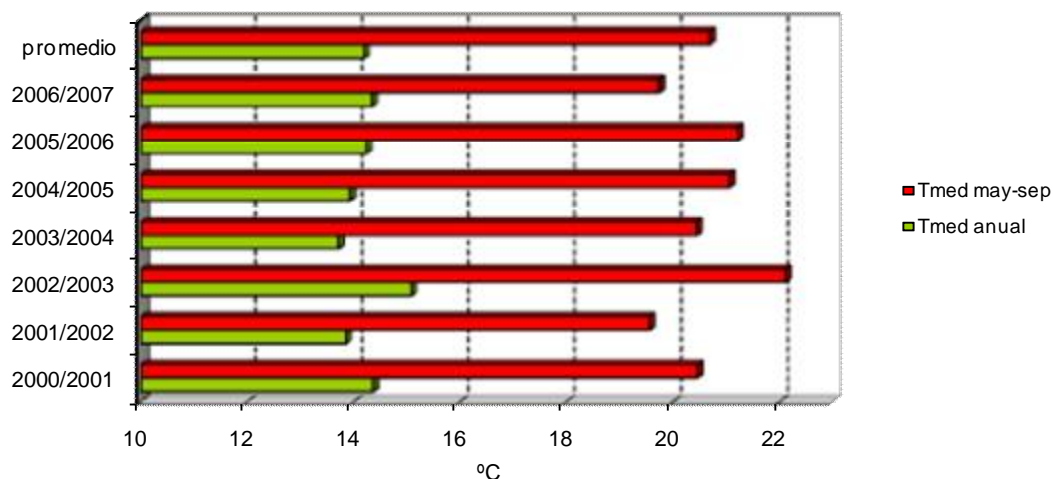


Figura 2.8. Temperaturas del aire medias anuales y temperaturas del aire medias de la época cálida (mayo a septiembre) de los ciclos 200/01 a 2006/07.

- **Ciclos Húmedos:** Se alcanzaron profundidades máximas de más de 0,5m en la laguna. Fueron ciclos en los que el volumen de precipitaciones fue muy alto antes de comenzar la primavera y durante el mes de abril, y la diferencia entre precipitaciones y evaporación potencial (medida mediante un evaporímetro Piché) fue menos negativa que en los demás ciclos durante los meses de primavera (figura 2.9), período que en otros ciclos hidrológicos se caracteriza por un descenso en la profundidad máxima de la laguna. En ambos casos, la laguna acumuló tanto volumen de agua que no llegó a secarse a lo largo del verano.
 - *2003/2004:* A lo largo del ciclo anterior (2002/2003), la lámina de agua sólo desapareció en los dos últimos meses. A partir de septiembre, tuvo lugar un incremento escalonado de la profundidad hasta alcanzar el valor máximo en abril ($Z_{\max}=0,55\text{m}$). El descenso de la profundidad de la lámina de agua no comenzó hasta el mes de junio, relativamente tarde respecto a los otros ciclos, por lo que el calor del verano no fue suficiente para que la laguna llegara a secarse antes del otoño. Esta hipótesis queda respaldada por el menor valor de horas anuales de insolación de los seis ciclos estudiados (2195,6horas, frente a un promedio de 2351,8horas para los seis años). En septiembre, la profundidad máxima de la lámina de agua fue aún de 0,11m. Fue un ciclo con un alto valor de precipitaciones ($P_a=578\text{mm}$, el mayor de los estudiados), y unas temperaturas moderadas ($T_{\text{ma}}=13,7^\circ\text{C}$; $T_{\text{mv}}=20,4^\circ\text{C}$), que evitaron que se produjera una evaporación intensa. Por estos motivos, se alcanzó el segundo valor más alto de profundidad máxima anual ($Z_{\max}=0,55\text{m}$).

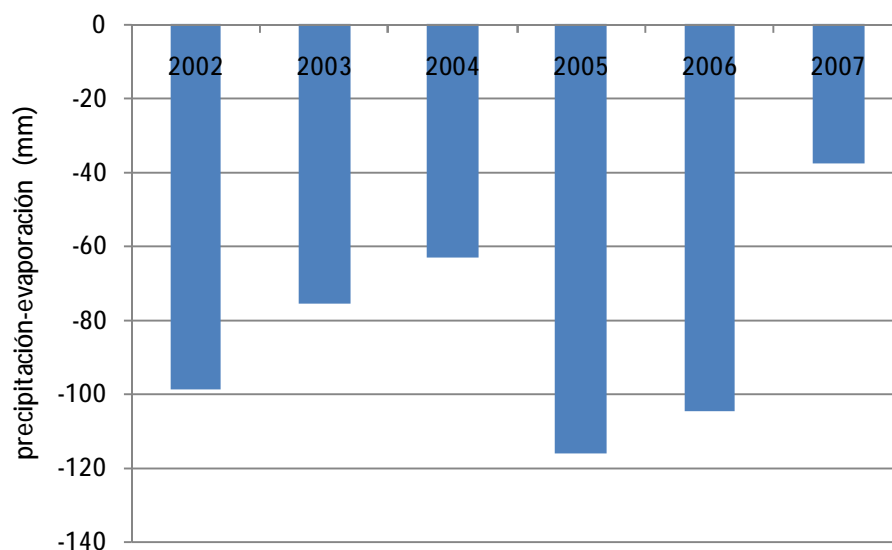


Figura 2.9. Promedio de la diferencia entre precipitación y evaporación potencial en la estación de Logroño-Agoncillo en los meses de primavera de los ciclos estudiados.

- 2006/2007: A pesar de contar con un volumen de precipitaciones ($P_a=466\text{mm}$) similar a la media de los seis ciclos estudiados ($P_{ma}=459\text{mm}$)³, fue el período en que la laguna alcanzó el valor de profundidad máxima absoluta de los seis ciclos (0,72m en junio de 2007). Respecto a las temperaturas, el valor medio anual se situó próximo a la media de los seis ciclos ($T_{ma}=14,3^\circ\text{C}$; $T_{mag}=14,2^\circ\text{C}$)⁴. Sin embargo, si se observan detalladamente las temperaturas mensuales, se detectan valores correspondientes a un verano muy fresco ($T_{mv}=19,7^\circ\text{C}$) que se ven camuflados en la temperatura media anual por un invierno bastante suave. Esta situación provocó que la evaporación estival fuera menos acusada que otros años, finalizando el ciclo hidrológico con una lámina de agua próxima a los 0,3m de profundidad.

³ P_{ma} : Promedio de la precipitación anual de los seis ciclos estudiados.

⁴ T_{mag} : Promedio de las Temperaturas medias anuales de los seis ciclos estudiados.

2.3.5. Génesis y morfología

Las lagunas del complejo de Laguardia se formaron mediante un proceso basado principalmente en la erosión eólica diferencial. Una hipótesis sobre el origen y evolución de Carralagroño (Sánchez Navarro *et al.*, 1994), seguiría la siguiente secuencia:

- Los flujos de escorrentía y la infiltración del agua de lluvia provocaron una meteorización diferencial. Las areniscas de los paleocanales sufrieron una disgregación gruesa, y las lutitas una disgregación fina, que fue transportada por el viento.
- El resultado fue una erosión eólica diferencial, que dio lugar a pequeñas depresiones cerradas, en las que se acumuló el agua, lo que incrementó la meteorización y erosión de las lutitas. Esta erosión profundizó hasta el afloramiento de la superficie freática, formándose la laguna. Los paleocanales quedaron en alto y apenas se meteorizaron. Estos resaltes litológicos constituyeron un control litoestratigráfico muy interesante tanto en lo que respecta a la morfología final de las lagunas como a su propia génesis y modelo hidrológico de funcionamiento.
- El afloramiento de la superficie freática hizo que el agua subterránea se evaporase, creándose un gradiente de potenciales que hizo que el agua subterránea del entorno se dirigiera hacia la laguna.
- La erosión en profundidad se paralizó porque la propia dinámica de las lagunas comenzó a generar depósitos de tipo lacustre (fangos, limos y sales) que rellenaron el fondo del vaso y su área de afección. De este modo, el agua actuó como nivelador del terreno y se formó así la típica laguna de fondo plano.
- El aporte continuo de los flujos subterráneos impidió la infiltración del agua de lluvia (“drenaje impedido”), manteniendo permanentemente saturado el vaso de la laguna.

Respecto a su morfología, la laguna es prácticamente circular, de fondo plano y limitada por una corona de areniscas. La cubeta ocupa una superficie de unas 9,2Ha. Con un perímetro de 1127m. Sus ejes mayor y menor miden, respectivamente, 401 y 269m. La profundidad relativa, que en el caso de Laguardia es de 0,211, es un parámetro que aumenta con la profundidad máxima y disminuye con la raíz de la superficie de la cubeta, por lo que da una idea de la forma de la misma (Håkanson, 1981). Cuanto mayor sea el valor, más encajada será la forma de la cubeta. Como puede observarse, la profundidad relativa de Carralagroño presenta un valor bastante bajo, característico de cubetas tendidas, cuya profundidad es reducida respecto a su superficie (figura 2.10).

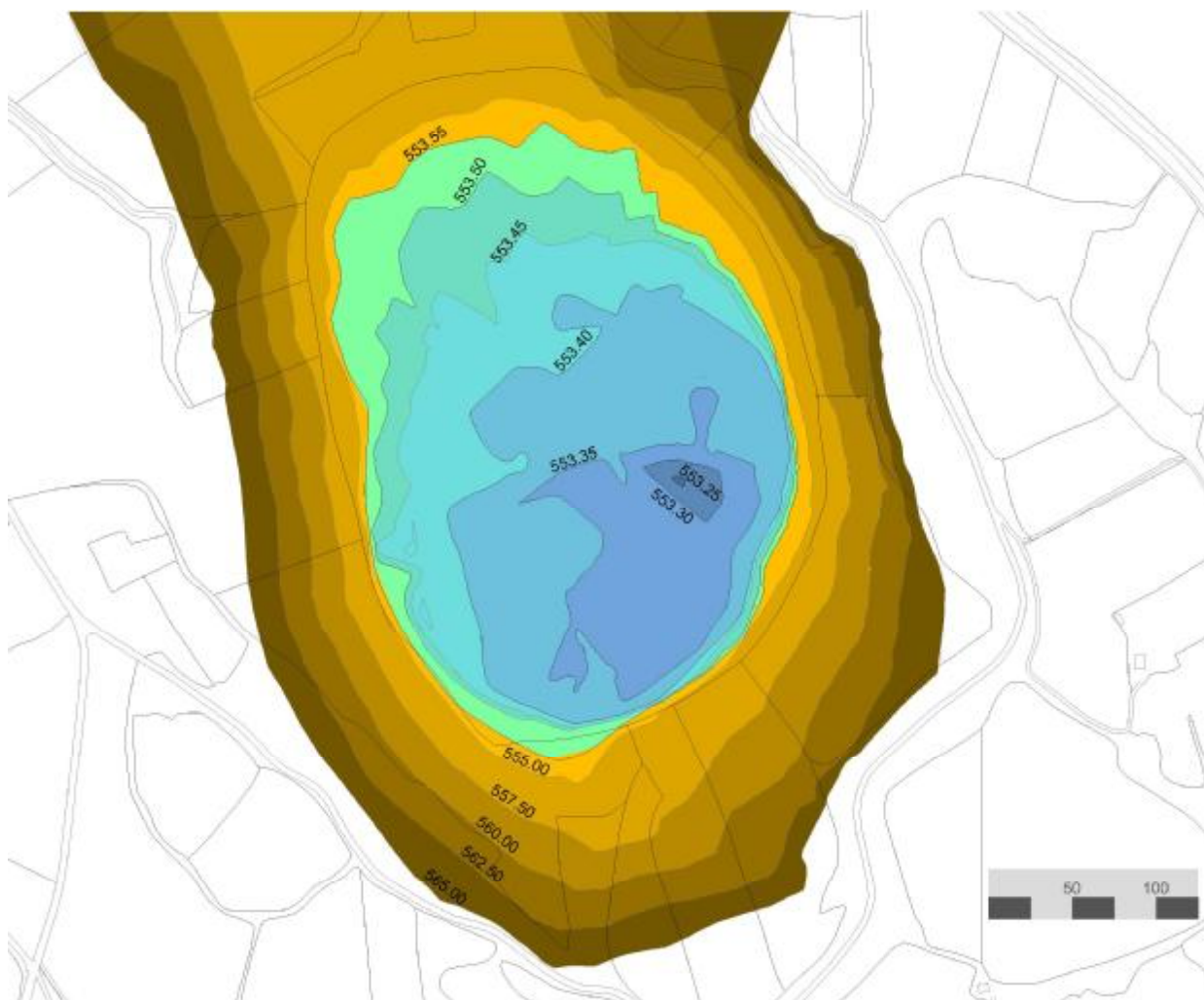


Figura 2.10. Batimetría de la laguna de Carralagroño, con curvas de nivel de equidistancia 2,50m en el entorno más cercano de la laguna y de 0,05m en el interior del vaso (Modificada de Gobierno Vasco, 1996).

2.3.6. Vegetación

En los escasos retazos de la superficie de la cuenca de drenaje de la laguna que no se utilizan para el cultivo de viñas ni están ocupados por infraestructuras viarias o urbanas, la vegetación predominante es la que se conoce comúnmente como garriga. Esta formación es el resultado de la degradación del bosque de *Quercus* (*Quercus pubescens*, *Quercus ilex*). Se trata de una formación vegetal xerofítica, baja y discontinua, formada fundamentalmente por arbustos y algunos árboles de bajo porte. Se extiende por amplios sectores secos mediterráneos, de suelos pobres calizos. En ella predomina la carrasca, (*Quercus ilex ssp. rotundifoliae*), que se adapta muy bien al frío invernal y a la sequía del verano. Junto a la carrasca se encuentran el pino negral (*Pinus nigra*), el

tomillo (*Thymus spp.*), la aulaga (*Genista scorpius*), el romero (*Rosmarinus officinalis*), el torvisco (*Daphne gnidium*), la coscoja (*Quercus coccifera*), o la jara (*Cistus ladanifer*). Pueden aparecer retazos de suelo desnudo junto a otros de denso matorral.

A partir de la falda de la sierra, mucho menos degradada, surgen los robles (*Quercus robur*) y encinares (*Quercus ilex*), los enebros (*Juniperus communis*), el boj (*Buxus sempervirens*) y el madroño (*Arbutus unedo*).

La vegetación en las riberas de la laguna está compuesta, principalmente, por dos especies de helófitas: *Phragmites australis* y *Scirpus maritimus*.

2.3.7. Medio humano y usos del suelo

La región en la que se encuentra la laguna objeto de estudio está fuertemente modificada por el ser humano (figura 2.11). El uso del suelo que ocupa un porcentaje mayoritario de la cuenca es el agrícola, concretamente los cultivos de vid, con pequeñas parcelas de suelo ocupado por vegetación natural de tipo matorral, así como algunas infraestructuras viarias o parcelas urbanas (<http://catastroalava.tracasa.es>).



Figura 2.11. Ocupación de la cuenca de drenaje de Carralagroño por los viñedos.

La Rioja Alavesa cuenta con unas 12.800Ha. de viñedos (algo más de 1Ha/habitante), y la cosecha media anual se aproxima a los 40 millones de litros de vino. La economía local está basada en el monocultivo de la vid y en la elaboración de vino Rioja, siendo las ventas de vino de unas 100 millones de botellas al año. En el sector vitivinícola trabajan, sólo en esta comarca, alrededor de 5000 personas, y la producción de uva, vino

y txacoli supone para la región cientos de millones de euros al año (270 millones en 2003) (Arroyo, 2004).

El municipio de Laguardia tiene una población de 1506 habitantes, lo que supone sólo el 13,3% de la población de la Rioja Alavesa, y una superficie de 81,08km², que representa casi un tercio de la superficie total de la comarca (315,83km²). La densidad de población (18,6hab/km²) es la mitad de la de la comarca.

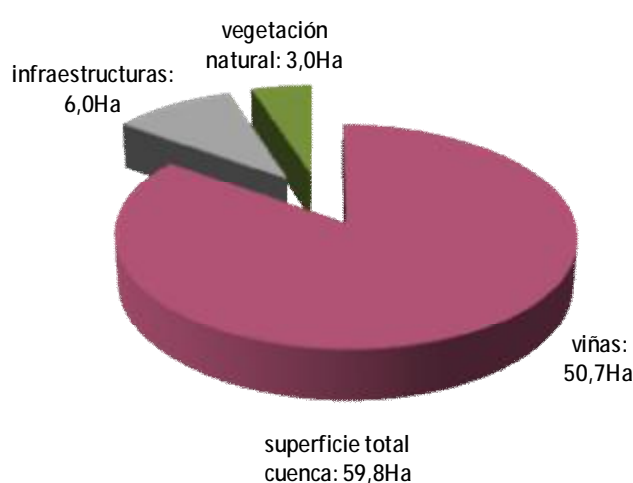


Figura 2.12. Usos del suelo en la cuenca de drenaje de la laguna de Carralagroño.

La cuenca de drenaje de la laguna presenta un 84,9% de su superficie total dedicado a los viñedos, un 10% ocupado por infraestructuras viarias (caminos o carreteras) o construcciones urbanas, y sólo un 5% en el que se conserva la vegetación natural, que a su vez se encuentra degradada en la mayor parte de los casos (figura 2.12). En muchos casos, los viñedos llegan a escasos metros de la orilla. Esto, como cabe esperar, supone graves alteraciones respecto a la morfología de la cuenca y de la cubeta, así como respecto al aporte de nutrientes de origen antrópico a la laguna. La presencia de cultivos incrementa de forma evidente los procesos de erosión y transporte de materiales al interior de la cubeta lagunar. El hecho de ser una laguna endorreica, provoca que la incidencia de estos aportes sea más acusada, acelerando los procesos de colmatación. La presencia de los cultivos y su proximidad a la línea de costa tiene como consecuencia modificaciones en la morfología de las orillas de la cubeta, e impide el desarrollo natural de la vegetación litoral en algunas zonas (aproximadamente en un 25% de su

línea de costa). Además, en el año 2005 se instaló una canalización destinada a un mejor drenaje de una de las fincas adyacentes, que altera aún un poco más el funcionamiento hidrológico natural del sistema. Y por último, se observan en la cubeta y en su entorno cercano algunos materiales rocosos y otros residuos procedentes de los cultivos adyacentes (Gobierno Vasco, 2005).

3. CARACTERIZACIÓN FISICOQUÍMICA

3.1.Introducción

Las características físico-químicas de un sistema acuático son, en sí mismas, de indudable importancia e interés para llegar a conocer su funcionamiento general. Esta importancia es, si cabe, aún mayor cuando hablamos de sistemas acuáticos salinos, ya que marcan un ambiente de unas características extremas.

La composición química de las aguas es principalmente una función de las características climatológicas y geológicas de la región o cuenca que drenan. Concretamente, la temporalidad y la salinidad son dos aspectos que se relacionan intensamente y que ayudan a comprender el funcionamiento y la variabilidad fisicoquímica de un sistema como el que nos ocupa. Además, las fluctuaciones que se producen en la salinidad y en la hidrología van a ir siempre asociadas a fluctuaciones de otras variables fisicoquímicas como la temperatura del agua, el pH, la concentración de oxígeno disuelto, la alcalinidad y la concentración de los diferentes nutrientes. Como cabe suponer, todas ellas tendrán importantes consecuencias en la biología de las especies y comunidades que viven en el sistema y en las relaciones tróficas que se establecen entre ellos, y al mismo tiempo se verán modificadas por la actividad de los mismos, pero ese será el contenido de próximos capítulos. Respecto a las concentraciones de nutrientes, además, es necesario tener en cuenta la influencia que la presencia de viñedos en casi un 85% de la cuenca superficial puede estar ejerciendo sobre la llegada de nutrientes a las aguas de la laguna.

En el presente capítulo se analizan las características y la evolución de las principales variables fisicoquímicas de la laguna de Carralagroño durante varios ciclos hidrológicos.

3.2. Metodología

El análisis de las características físicas y químicas de la Laguna de Carralagroño se llevó a cabo mediante un seguimiento completo a lo largo de varios ciclos hidrológicos. Se tuvieron en cuenta igualmente algunos aspectos hidrológicos que influyen en los anteriores. La toma de datos comenzó en octubre de 2001 y concluyó en septiembre de 2007, con una periodicidad mensual para la inmensa mayoría de las de las variables (tabla 3.2). Durante el ciclo hidrológico 2003/2004, en el que se llevaron a cabo varios experimentos relacionados con la producción primaria, la dinámica de nutrientes y el funcionamiento trófico de la laguna (capítulos 5 a 8 del presente trabajo), se realizaron campañas de muestreo más exhaustivas, incrementando la periodicidad de muestreo de las variables habituales.

Tanto la toma de datos como la recogida de muestras para su posterior análisis en laboratorio se realizaron siempre en el mismo punto de la laguna, en la zona de máxima profundidad de la cubeta (figura 3.1).



Figura 3.1. Fotografía aérea de la laguna de Carralagroño. La marca roja representa el punto de máxima profundidad de la cubeta, donde se llevó a cabo la recogida de muestras y la toma de datos.

Las mediciones realizadas directamente en campo correspondieron a las variables: Temperatura (T), Oxígeno Disuelto (OD), Conductividad Eléctrica (CE) y pH, empleándose para su determinación sondas (WTW) específicas para cada una de ellas (tabla 3.1).

Las medidas se llevaron a cabo aproximadamente a entre 5 y 10cm de profundidad, para evitar la posible turbulencia o heterogeneidad superficial. Además de éstas, también fueron estimadas en campo la profundidad máxima (ZMAX), que se tomó siempre en el mismo punto, indicado mediante una barra metálica que permaneció clavada en el sedimento de la laguna, y la transparencia del agua, a través del empleo de un disco de Secchi (ZDS).

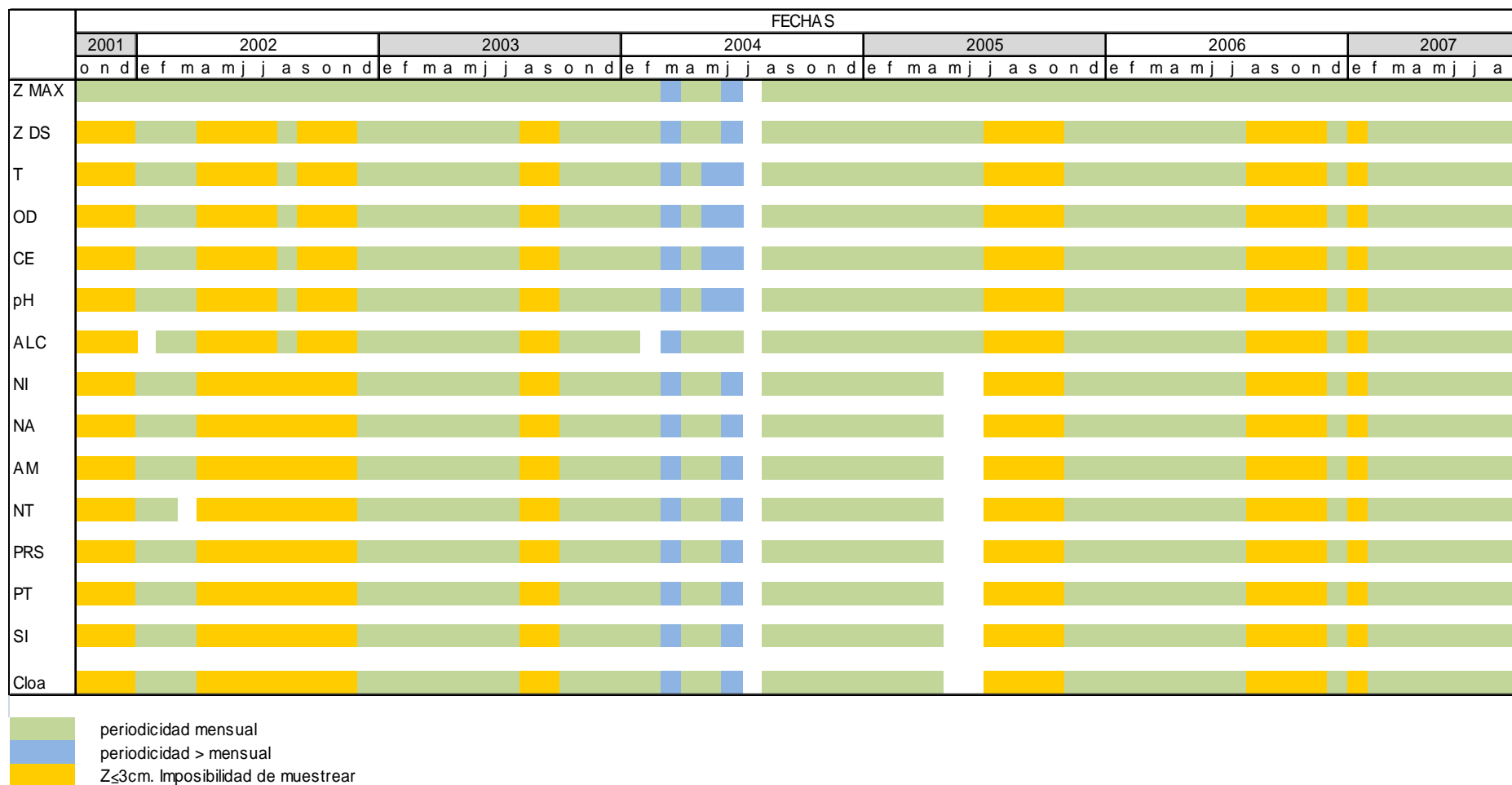
Tabla 3.1. Metodologías empleadas en el análisis de las diferentes variables fisicoquímicas (*=muestras pasadas a través de filtro Whatman GF/F; R: conservación a 4°C; O: conservación en oscuridad).

Parámetro	Recipiente	Técnica	Conservación	Equipo / Referencia
Profundidad máxima	-	Cinta métrica	-	-
Transparencia	-	Disco de Secchi	-	-
Temperatura	-	Termistor	-	WTW-96/10
Oxígeno disuelto	-	Electrodo de membrana de tipo galvánico	-	WTW-96/10
Conductividad eléctrica	-	Potenciométrico	-	WTW LF-96 (K ₂₅)/10
pH	-	Potenciométrico	-	WTW-96
Alcalinidad	Polipropileno	Volumétrico (neutralización con H ₂ SO ₄)	R,O	APHA (1992)
Nitrito*	Polipropileno	Colorimétrico (reacción de Griess)	R,O	APHA (1992)
Nitrato*	Polipropileno	Colorimétrico (ultravioleta)	R,O	APHA (1992)
Amonio*	Polipropileno	Colorimétrico (azul de indofenol)	R,O, HgNO ₃ (1‰)	APHA (1992)
Nitrógeno total	Polipropileno	Colorimétrico (digestión alcalina+ultravioleta)	R,O	APHA (1992)
Fósforo reactivo soluble*	Polipropileno	Colorimétrico (ácido ascórbico)	R,O, CHCl ₃ (1‰)	APHA (1992)
Fósforo total	Polipropileno	Colorimétrico (digestión ácida con persulfato+ ácido ascórbico)	R,O, H ₂ SO ₄ 36N (0,4%)	APHA (1992)
Silicatos*	Polipropileno	Colorimétrico (molibdosilicato)	R,O, CHCl ₃ (1‰)	APHA (1992)

Las muestras recogidas para su determinación en laboratorio fueron tomadas en la zona superficial, a entre 5-10 cm de profundidad, utilizando recipientes de polipropileno, almacenadas en oscuridad y refrigeradas a 4°C hasta su posterior análisis en laboratorio. Las variables analizadas fueron (tabla 3.2): Nitritos (NI), Nitratos (NA), Amonio (AM), Nitrógeno Total (NT), Fósforo reactivo soluble (PRS), Fósforo Total (PT), Silicatos (SI) y Clorofila *a* (C_{loa}). Para medir Fósforo reactivo soluble, Amonio, Nitratos, Nitritos y Silicatos, se filtró el agua inmediatamente después de ser tomada utilizando filtros de fibra de carbono (GF/F Whatman, 0,7µm), con el objetivo de evitar la captación o liberación de nutrientes por parte de los organismos durante el almacenaje y procesamiento posterior. Para alargar la estabilidad de algunos compuestos químicos, las muestras de agua fueron subdivididas *in situ* y tratadas con diferentes conservantes (tabla 3.1). En todos los análisis de laboratorio se emplearon métodos estandarizados (APHA, 1992).

Para la exploración estadística de los datos, se comprobaron los efectos del tiempo sobre las variables fisicoquímicas mediante Análisis de la Varianza de un factor, empleando los factores “mes” y “estación”. Sobre algunas de las variables se realizó una transformación de tipo logarítmico cuando no seguían una distribución normal. Además, se analizaron las correlaciones entre variables (test de Pearson), y se llevó a cabo una ordenación mediante un análisis de componentes principales.

Tabla 3.2. Cronograma de muestreos.



3.3.Resultados

Los resultados de las variables fisicoquímicas, promediados por meses y por estaciones, se reflejan en las tablas 3.3 y 3.4, respectivamente.

Tabla 3.3. Valores medios mensuales de las variables fisicoquímicas medidas o calculadas en la laguna de Carralagroño entre octubre de 2001 y septiembre de 2007. Los datos sombreados en rojo son los máximos para cada variable. En naranja se han destacado el segundo y el tercer valor en magnitud, y en azul el valor mínimo.

media 01-07	Z	T	OD	CE	pH	Alc-t	P _{RS}	Pt	NO ₂	NO ₃	NH ₄	Ni	No	Nt	N/P	SiRS	Cloa
	(m)	(°C)	(%)	(µS/cm)	(mV)	(meq/l)	(µgP/l)	(µgP/l)	(µgN/l)	(µgN/l)	(µgN/l)	(µgN/l)	(µgN/l)	(µgN/l)		(mgSiO ₂ /l)	(µg/l)
enero	0,17	8,2	103	14488	8,78	3,53	3	76	3	515	102	556	2682	3239	44,7	1,1	2,3
febrero	0,26	7,0	106	18842	8,79	4,09	7	98	8	971	580	1206	1276	2482	49,6	1,1	56,1
marzo	0,29	11,9	118	19978	8,73	3,18	6	130	6	1029	210	1173	577	1805	57,5	0,7	4,6
abril	0,33	16,3	142	14670	9,24	2,85	5	55	9	831	547	1165	800	1965	54,6	1,6	0,5
mayo	0,33	21,7	162	19033	9,58	2,61	3	85	14	708	493	1010	1970	2980	304,0	2,1	1,0
junio	0,31	24,5	137	33962	9,60	2,94	7	86	11	1150	100	1236	1414	2924	46,5	1,6	0,7
julio	0,20	30,3	165	42219	9,69	2,47	9	148	4	1228	1243	2163	1724	3887	47,1	1,9	2,5
agosto	0,13	24,7	135	36503	8,83	1,73	11	23	2	568	43	613	960	1573	68,5	1,2	0,7
septiembre	0,08	19,9	104	25225	9,14	2,33	8	120	2	815	30	816	2089	2906	24,2	0,9	1,3
octubre	0,05	16,3	111	40100	9,13	2,89	4	83	1	944	229	1059	492	1551	24,7	1,0	6,4
noviembre	0,09	10,0	114	25133	8,76	5,81	11	636	3	480	56	521	2469	2990	17,8	4,3	62,5
diciembre	0,13	7,8	123	20499	8,70	4,36	3	272	2	429	47	465	1470	1935	18,9	0,5	7,8

Tabla 3.4. Valores medios estacionales de las variables fisicoquímicas medidas en la laguna de Carralagroño entre octubre de 2001 y septiembre de 2007. Los datos sombreados en rojo son los máximos para cada variable.

media 01-07	Z	T	OD	CE	pH	Alc-t	P _{RS}	Pt	NO ₂	NO ₃	NH ₄	Ni	No	Nt	N/P	SiRS	Cloa
	(m)	(°C)	(%)	(µS/cm)	(mV)	(meq/l)	(µgP/l)	(µgP/l)	(µgN/l)	(µgN/l)	(µgN/l)	(µgN/l)	(µgN/l)	(µgN/l)		(mgSiO ₂ /l)	(µg/l)
invierno	0,24	9,0	109	17770	8,77	3,60	5	101	6	838	297	978	1512	2508	50,6	0,9	21,0
primavera	0,32	20,8	147	22555	9,47	2,80	5	75	11	896	380	1137	1395	2623	135,1	1,8	0,7
verano	0,14	25,0	135	34649	9,22	2,04	10	97	3	870	439	1197	1591	2789	46,6	1,3	1,5
otoño	0,09	11,4	116	28577	8,87	4,35	6	330	2	618	110	681	1477	2159	20,5	1,9	25,6

3.3.1. Transparencia del agua

Salvo excepciones debidas al viento, que tuvieron lugar en otoño y primavera (noviembre y diciembre de 2003 y febrero, marzo y abril de 2007), en las que el sedimento se resuspendió y la transparencia fue casi nula, la medida de profundidad del disco de Secchi coincidió siempre con el fondo de la laguna.

3.3.2. Temperatura

La temperatura del agua de la laguna mostró una variación que fue en consonancia con la del aire, produciéndose un calentamiento más acusado del agua en los veranos más calurosos (figura 3.2). El valor osciló entre 34,4°C en julio de 2003 y 3,4°C en febrero de 2004, resultando una media global de 15,6°C. El pico de temperatura máxima se produjo en todos los ciclos estudiados al inicio del verano, en los meses de junio-julio, coincidiendo con los periodos de menor profundidad de la lámina de agua. En la mayoría de los ciclos hidrológicos, exceptuando sólo el ciclo 2003/2004, este pico fue seguido de un período de ausencia de lámina de agua en la cubeta lagunar. En el verano de 2004, como la laguna se mantuvo sin secarse, el máximo de temperatura (30°C) se alcanzó en el mes de agosto.

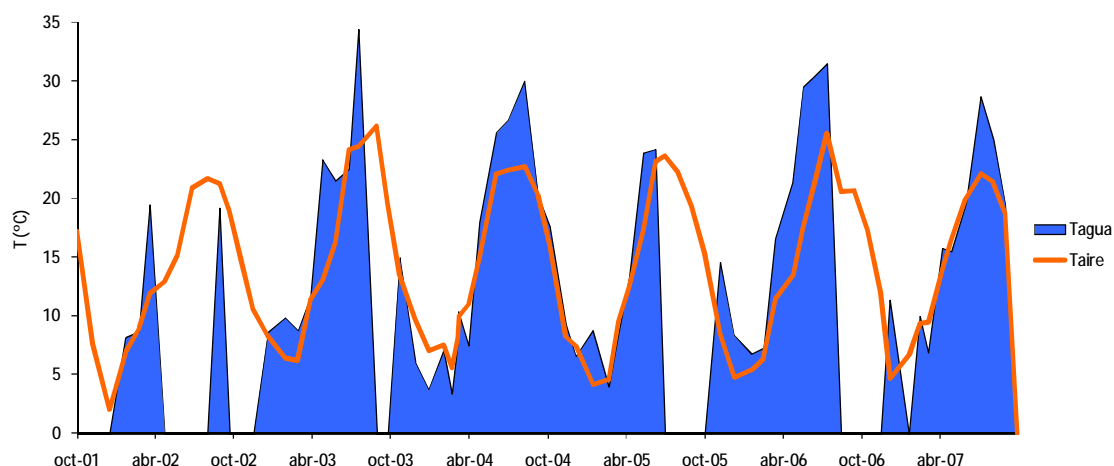


Figura 3.2. Variación de la temperatura del agua y del aire a lo largo de los seis ciclos hidrológicos (2001-2007) en los que se hizo el seguimiento. Los períodos de tiempo en los que no se reflejan datos de temperatura del agua corresponden a fases de desecación de la laguna. Los datos de temperatura del aire se obtuvieron de la Agencia Estatal de Meteorología, y corresponden a la estación de Logroño-Agoncillo.

Los valores de temperatura se mostraron significativamente ($p < 0,05$) distintos en función de la estación, observándose diferencias según el test de Tukey entre los valores más altos medidos en verano, los intermedios registrados en primavera y los más bajos de otoño e invierno (figura 3.3).

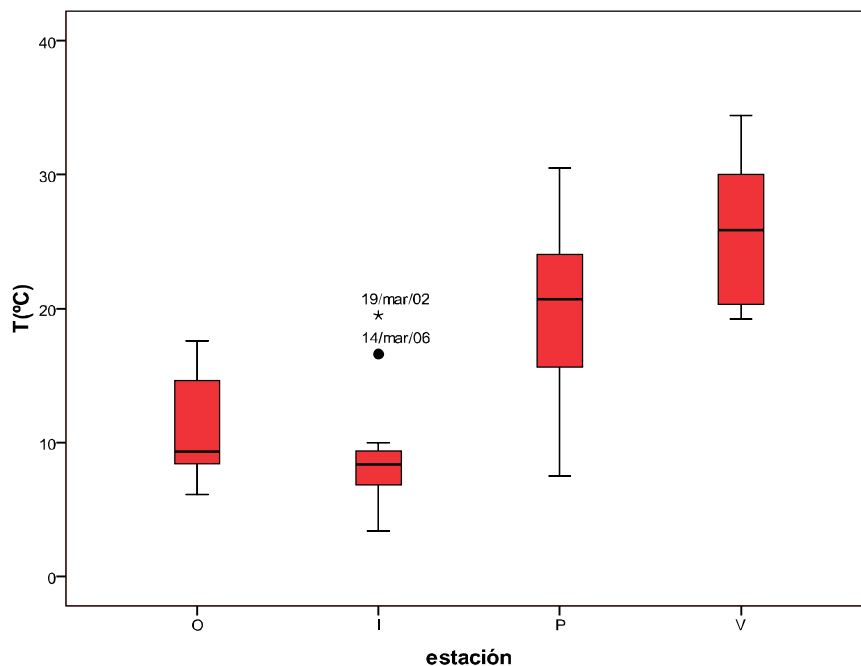


Figura 3.3. Diagrama de cajas y bigotes: Diferencias estacionales registradas en la temperatura del agua de Carralagroño entre 2001 y 2007.

3.3.3. Oxígeno disuelto

El porcentaje de saturación de oxígeno disuelto en la laguna de Carralagroño presentó valores que oscilaron entre 76% de mínimo en septiembre de 2007 y 220% de máximo en julio de 2006. La media global fue de 128%.

Se apreciaron tres picos anuales de saturación de oxígeno en los ciclos hidrológicos más húmedos, que pueden asociarse a otoño, primavera y verano, y que se redujeron a dos o a uno en los ciclos más secos, aunque el patrón no es demasiado evidente. El valor máximo anual de porcentaje de saturación oxígeno coincidió en la mayor parte de los casos con la primavera o el comienzo del verano (figura 3.4).

Sólo se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas respecto al oxígeno disuelto a lo largo del ciclo hidrológico cuando se compararon los valores de porcentaje de saturación de oxígeno en función de la estación. Los valores observados en primavera (146,4% de media) fueron significativamente mayores ($p < 0,05$) que los medidos en invierno (111,5% de media) (figura 3.5).

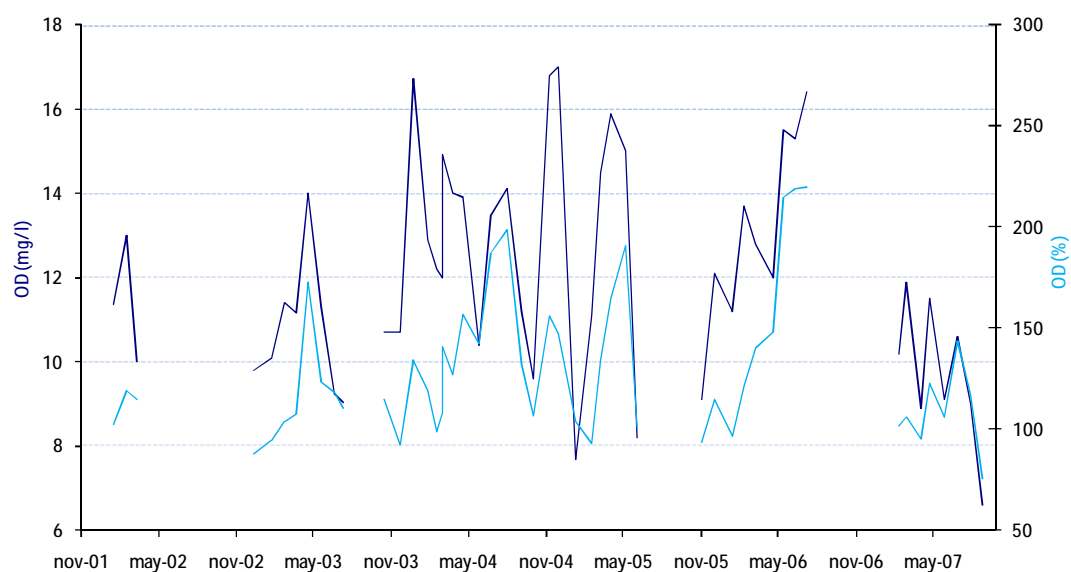


Figura 3.4. Variación de los valores de oxígeno disuelto, en mg/l (azul oscuro) y en % de saturación (azul claro), en la laguna de Carralagroño entre 2001 y 2007.

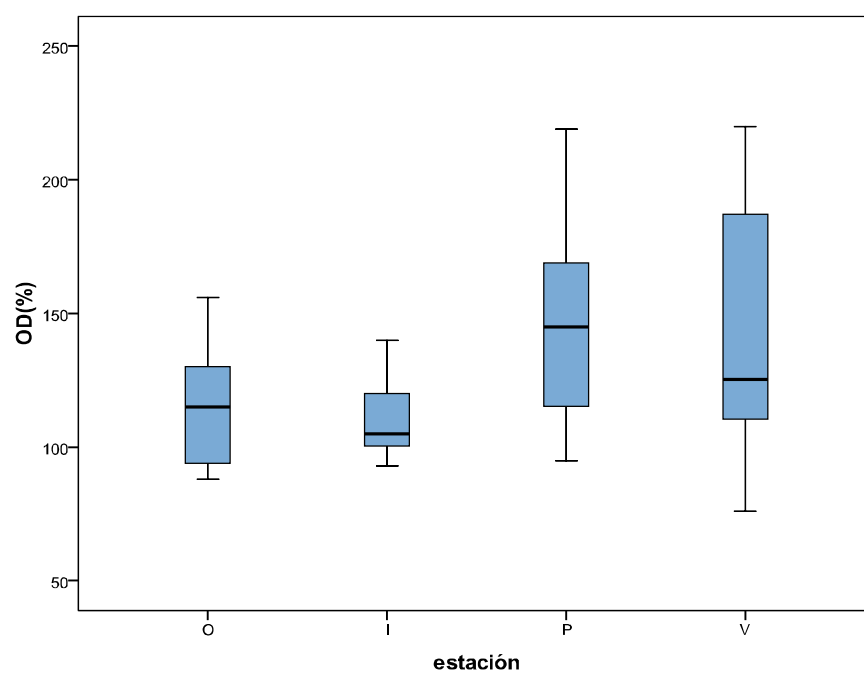


Figura 3.5. Diagrama de cajas y bigotes: Diferencias estacionales registradas en el porcentaje de saturación oxígeno en la laguna de Carralagroño entre 2001 y 2007.

3.3.4. pH

Las aguas de la laguna de Carralagroño son básicas, lo que resulta esperable teniendo en cuenta el tipo de sustrato de lutitas y areniscas calcáreas en el que se encuentra. Se observó un comportamiento de los valores de pH en el agua de la laguna muy similar al del oxígeno disuelto, con valores máximos en primavera y a comienzos del verano, y valores mínimos en otoño e invierno (figura 3.6).

El pH máximo alcanzado (10,57) correspondió al mes de abril de 2004 y el mínimo absoluto registrado fue 7,45 en agosto de 2002. La media global de los seis ciclos se situó por encima de 9 (9,08).

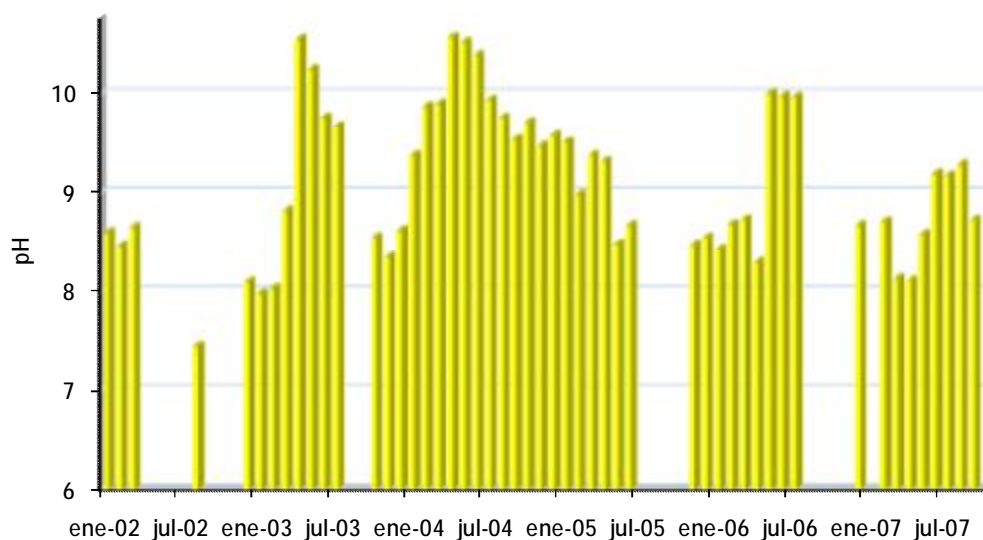


Figura 3.6. Variación de los valores de pH en la laguna de Carralagroño entre 2001 y 2007.

Los valores de pH en la laguna mostraron diferencias significativas ($p < 0,05$) en el análisis de la varianza de un factor en función de la estación, únicamente entre invierno (8,77 de media) y primavera (9,46 de media) (figura 3.7).

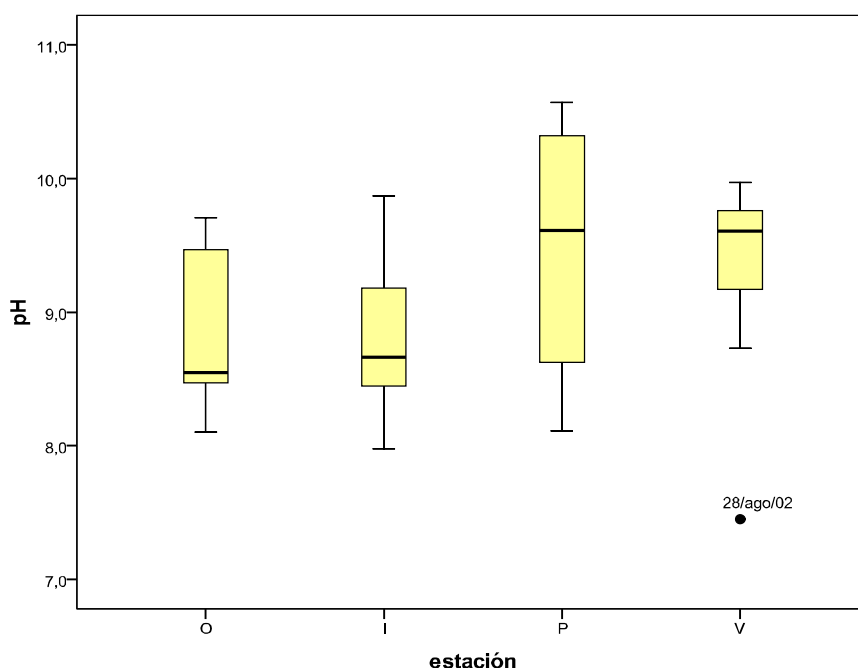


Figura 3.7. Diagrama de cajas y bigotes: Diferencias estacionales registradas en el valor de pH en la laguna de Carralagroño entre 2001 y 2007.

3.3.5. Conductividad eléctrica

La conductividad eléctrica es una medida indirecta del contenido de sales disueltas en el agua de la laguna (Alcorlo *et al.*, 1996). En Carralagroño, el comportamiento de sus valores fue similar al registrado para la temperatura del agua (figura 3.8). Al comienzo de los ciclos hidrológicos, la laguna recibió agua procedente de las precipitaciones. La conductividad de esa lámina de agua inicial presentó un pico de salinidad inicial, pero en seguida los valores fueron bastante bajos. A medida que se avanzaba hacia el verano e iba disminuyendo el volumen de agua, la concentración de sales aumentó, y, por consiguiente, el valor de conductividad se vio incrementado. En ocasiones (ver ciclo 2005/2006), el valor mínimo de conductividad eléctrica no coincidió con el valor máximo de profundidad de la laguna en un ciclo determinado. En estos ciclos, a partir del momento en que la conductividad fue mínima, la laguna siguió incrementando el nivel. Sin embargo, la conductividad se mantuvo e incluso aumentó. Cuando la profundidad de la laguna empezó a disminuir, el incremento de la conductividad fue aún más acusado. Los valores oscilaron entre 79547 μ S/cm y 6130 μ S/cm, siendo el valor medio 23902 μ S/cm. Las diferencias más importantes se observaron entre los valores de conductividad registrados en invierno (17770 μ S/cm de media) y en verano (34349 μ S/cm de media), aunque no llegaron a ser significativas ($p=0,075$).

Según la clasificación de Hammer (1986) se catalogaría como una laguna mesosalina, aunque en sus condiciones más extremas alcanza la hipersalinidad.

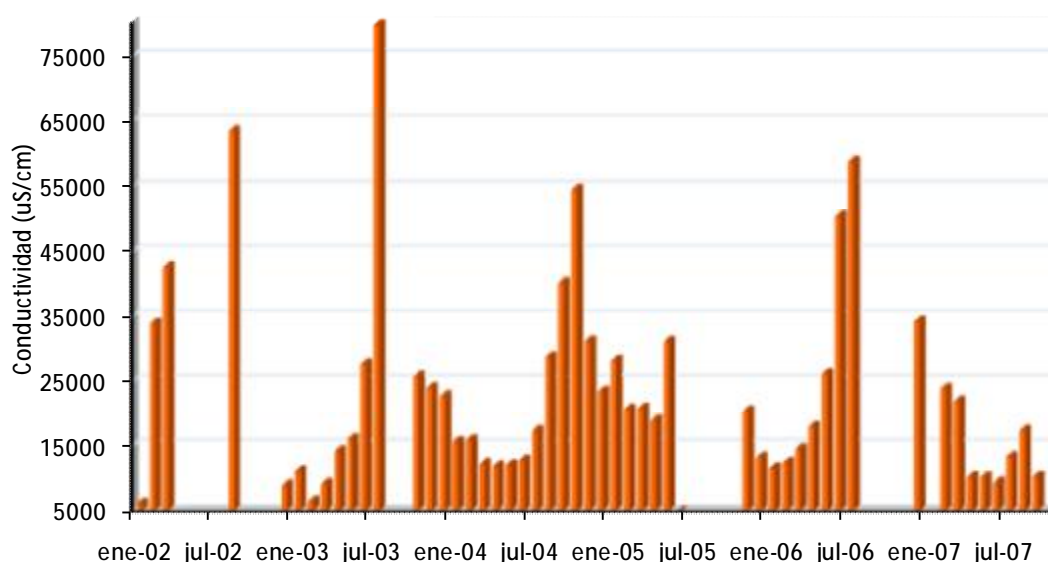


Figura 3.8. Variación de los valores de conductividad eléctrica en la laguna de Carralagroño entre 2001 y 2007.

3.3.6. Composición iónica

La caracterización de la composición iónica de la laguna de Carralagroño se basa en los análisis de Gobierno Vasco (1996) (tabla 3.5). La laguna de Carralagroño es, según su composición iónica, clorurado sulfatado sódica. Según la notación de Eugster y Hardie (1978), la secuencia iónica sería del tipo $\text{Na}^+-(\text{Mg}^{2+})-\text{Cl}^--\text{SO}_4^{2-}$. Sin embargo, hay momentos del año (primavera) en los que el calcio es más abundante, y entonces sería más apropiada la secuencia $\text{Na}^+-(\text{Mg}^{2+})-(\text{Ca}^{2+})-\text{Cl}^--\text{SO}_4^{2-}$.

Las concentraciones iónicas en general, tanto si nos referimos a la suma total de aniones y cationes como si tenemos en cuenta las especies por separado, fueron mucho mayores en verano y otoño que en primavera (tabla 3.5). Las aguas de lluvia diluyen el agua de la laguna, mostrándose las concentraciones más bajas en el mes de marzo, coincidiendo con uno de los momentos de mayor profundidad.

El catión más abundante fue siempre el Na^+ (ya que de la suma $\text{Na}^+ + \text{K}^+$, el sodio representó de media el 99,2%). En proporciones mucho menores se midió el Mg^{2+} , y por último el Ca^{2+} . Respecto a los aniones, se observó una codominancia entre el Cl^- y el SO_4^{2-} , en la que siempre fue ligeramente superior la concentración de Cl^- , situación que se vio aún más acentuada en verano. El HCO_3^- se encontró en proporciones comparativamente mucho menores durante todo el ciclo (figura 3.9).

Tabla 3.5. Concentración de los diferentes cationes y aniones en diferentes momentos del año en la laguna de Carralagroño (Gobierno Vasco, 1996).

		cationes						aniones			
		Na^+	K^+	$\text{Na}^+ + \text{K}^+$	Mg^{2+}	Ca^{2+}	total	Cl^-	SO_4^{2-}	HCO_3^-	total
Concentración (meq/l)	mar	172,0	0,9	173,0	42,1	23,4	238,4	133,3	116,5	2,5	252,3
	jun	1378,3	4,7	1383,0	310,0	34,5	1727,6	731,4	279,6	8,2	1019,1
	oct	972,8	3,7	976,5	306,8	28,7	1312,0	659,6	500,7	9,5	1169,8
Porcentaje (%)	mar			72,6	17,6	9,8	100	52,8	46,2	1,0	100
	jun			80,1	17,9	2,0	100	71,8	27,4	0,8	100
	oct			74,4	23,4	2,2	100	56,4	42,8	0,8	100

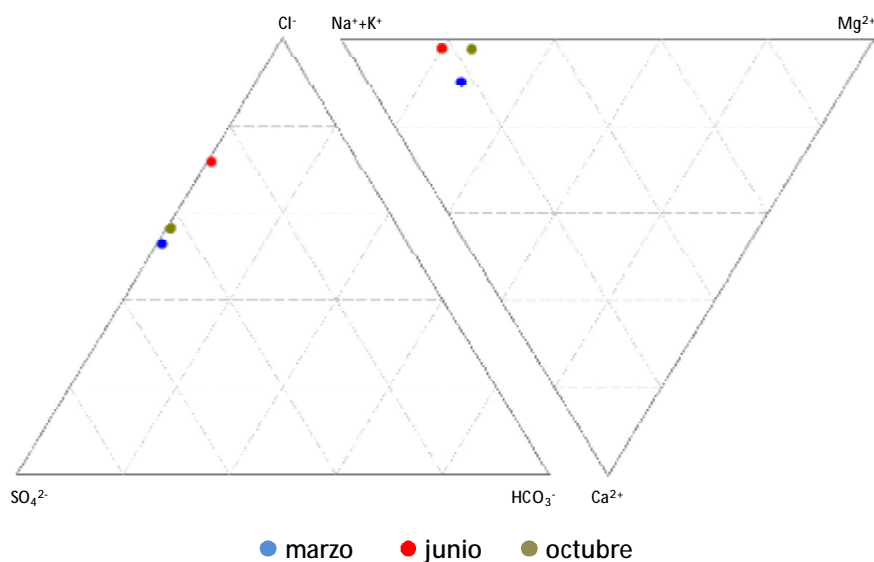


Figura 3.9. Diagramas ternarios de proporciones iónicas (en % de meq/l) de la laguna de Carralagroño en tres momentos diferentes del año (datos de Gobierno Vasco, 1996).

Los valores de alcalinidad medidos para las aguas de Carralagroño de octubre de 2001 a septiembre de 2007 dieron como resultado una alcalinidad media de 3,27meq/l, un valor mínimo de 1,06meq/l en julio de 2004 y un máximo de 8,29meq/l en noviembre de 2005 (figura 3.10). En general, los valores más elevados se alcanzaron al principio del ciclo hidrológico, en los meses de otoño, y los más reducidos en verano, al final del mismo.

Las diferencias observadas entre unas estaciones y otras resultaron ser estadísticamente significativas ($p < 0,01$) entre los meses de otoño (4,28meq/l) e invierno (4,06meq/l) y los de verano (2,14meq/l de media) (figura 3.11).

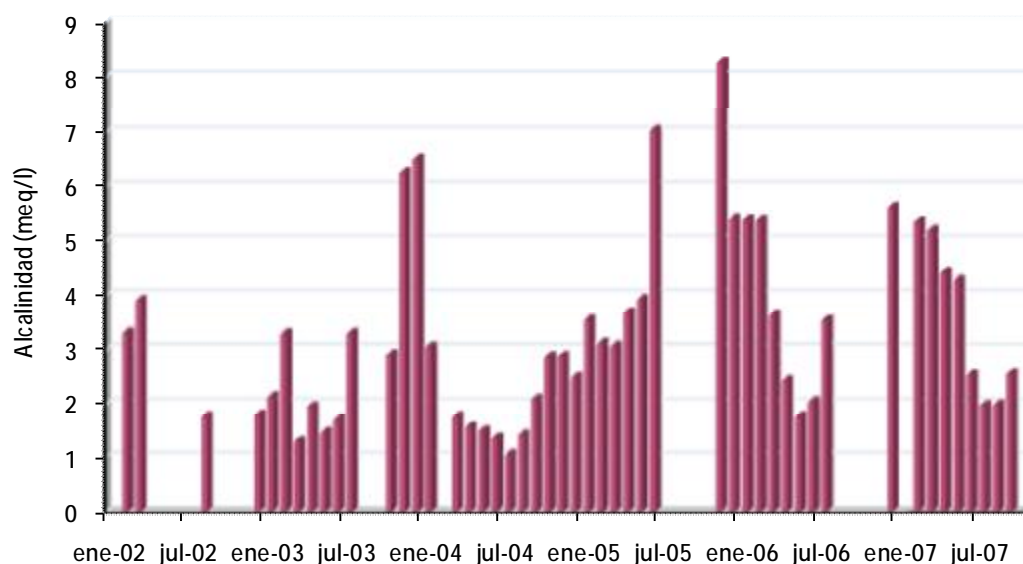


Figura 3.10. Variación de los valores de alcalinidad total en la laguna de Carralagroño entre 2001 y 2007.

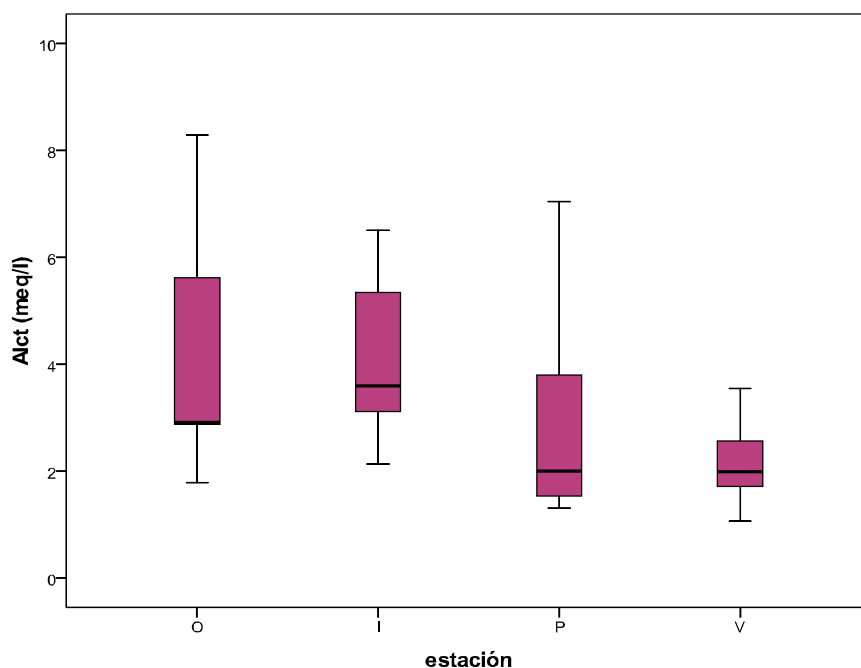


Figura 3.11. Diagrama de cajas y bigotes: Diferencias estacionales registradas en la alcalinidad total del agua de Carralagroño entre 2001 y 2007.

3.3.7. Fósforo

La dinámica temporal del fósforo en Carralagroño se caracterizó por una enorme variabilidad interanual (figura 3.14). La concentración de **ortofosfato** osciló entre valores muy bajos, por debajo del límite de detección analítica ($<1\mu\text{g/l}$), y $23\mu\text{g/l}$, y la de **fósforo total** entre $2\mu\text{g/l}$ y $1489\mu\text{g/l}$.

Representando los valores de fósforo medios por meses, lo que sería la dinámica de un ciclo medio en Carralagroño (figura 3.15), se observa como la concentración de ortofosfato en Carralagroño se caracterizó por alcanzar niveles muy elevados al comienzo de la inundación (los valores máximos observados para este ciclo medio fueron $11,2\mu\text{g/l}$ en agosto y $10,6\mu\text{g/l}$ en noviembre), que posteriormente disminuyeron al avanzar el ciclo hidrológico. Los valores más altos de concentración de fósforo total en Carralagroño también aparecieron en otoño ($636\mu\text{g/l}$ de media en noviembre y $330\mu\text{g/l}$ de media en otoño) (figura 3.15).

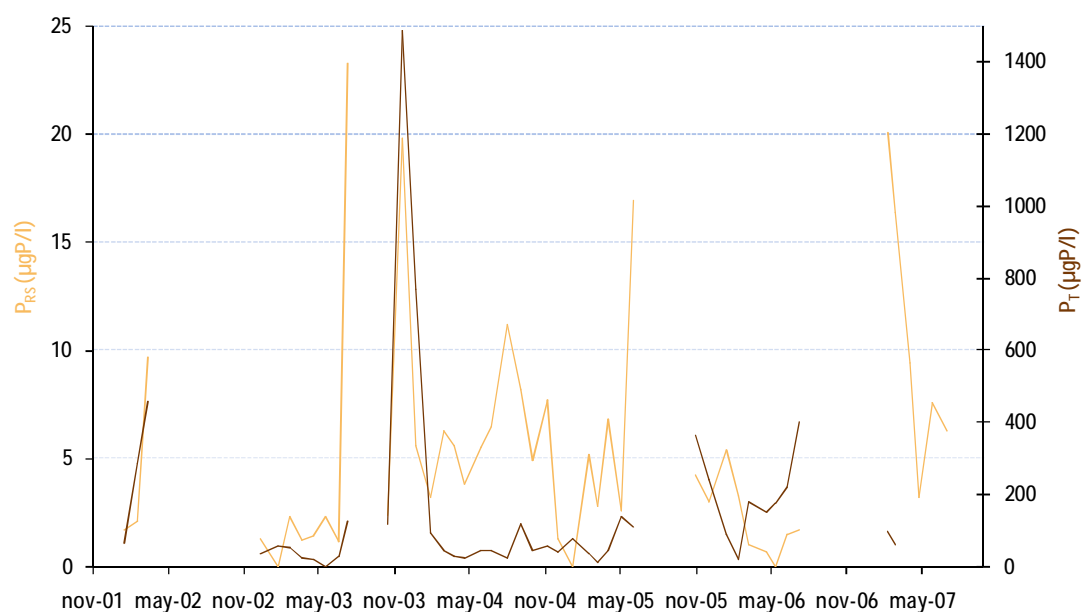


Figura 3.14. Variación de las concentraciones de P_{RS} (naranja) y P_T (marrón) en la laguna de Carralagroño entre 2001 y 2007.

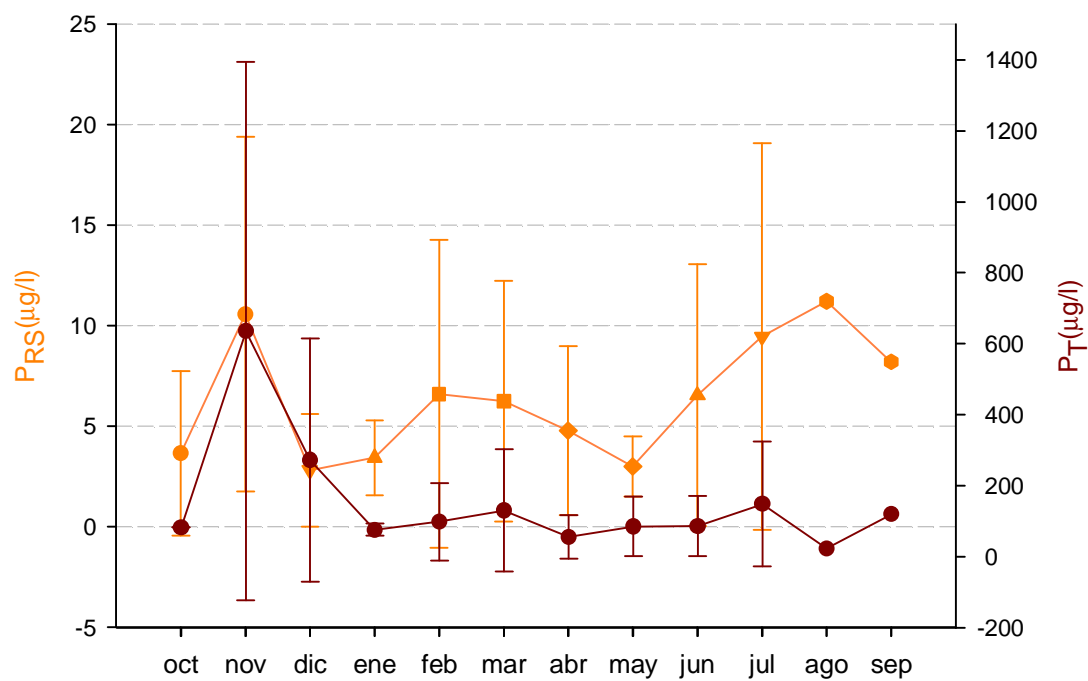


Figura 3.15. Variación media (2001-2007) de las concentraciones de P_{RS} (naranja) y P_T (marrón) en la laguna de Carralagroño.

3.3.8. Nitrógeno

La concentración de NO_3^- en el período octubre de 2001 a septiembre de 2007 varió entre un valor máximo de $2764\mu\text{g/l}$ en junio de 2005 y un mínimo de $106\mu\text{g/l}$ en junio de 2004, siendo la concentración media de $834\mu\text{g/l}$. La concentración de NH_4^+ disuelto mostró una oscilación aún mayor, con un valor máximo de concentración de $3348\mu\text{g/l}$ en julio de 2006, varios mínimos por debajo de $30\mu\text{g/l}$, y un promedio de $356\mu\text{g/l}$. La concentración de NO_2 fue máxima en junio de 2007 ($27\mu\text{g/l}$) y mínima en diversas ocasiones, con valores por debajo de $1\mu\text{g/l}$, límite de detección del método (figura 3.15).

Se observó una gran variabilidad interanual, pero se puede afirmar que en general, los compuestos de nitrógeno inorgánico medidos en la laguna alcanzaron sus concentraciones más elevadas en primavera y a principios del verano. Las concentraciones mínimas se registraron justo después, con el verano ya más avanzado, y en el caso de amonio y los nitratos se detectaron valores muy bajos en invierno (figura 3.16).

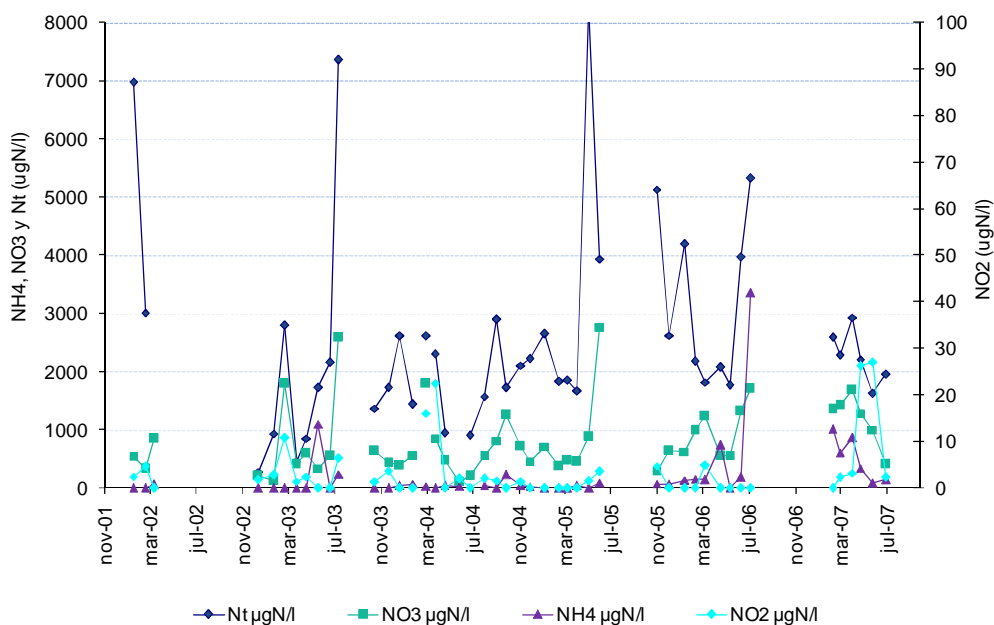


Figura 3.15. Variación de las concentraciones de N_T , NO_3^- , NH_4^+ y NO_2 en la laguna de Carralagroño entre 2001 y 2007.

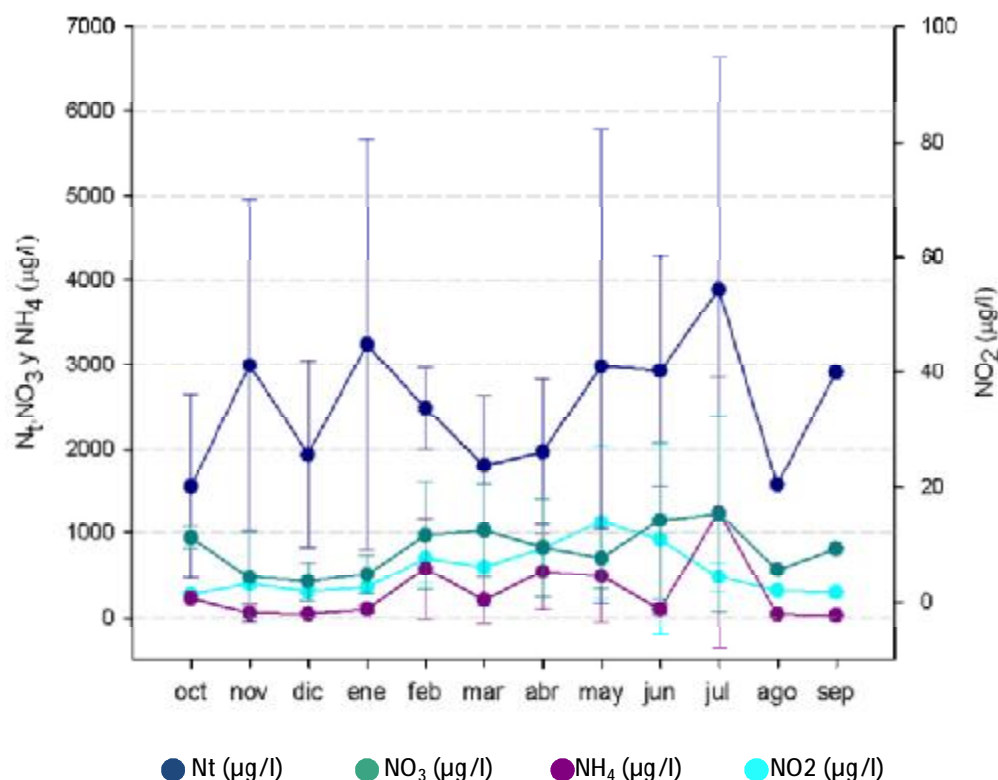


Figura 3.16. Variación media (2001-2007) de las concentraciones de N_T , NO_3^- , NH_4^+ y NO_2^- a lo largo de un ciclo hidrológico en la laguna de Carralagroño.

3.3.9. Silicatos

La concentración de silicatos en las aguas de la laguna de Carralagroño mostró una gran variabilidad interanual. Sus valores, entre octubre de 2001 y septiembre de 2007, oscilaron entre 0,01mg/l en junio de 2004 y 11,26mg/l en noviembre de 2005 (figura 3.17). El promedio fue de 1,44mg/l. En los meses de otoño se dieron las concentraciones medias mensuales más altas (4,3mg/l de media en los meses de noviembre) y también las más bajas (0,5mg/l de media en los meses de diciembre). No se mostraron tendencias claras que permanecieran para todos los ciclos, salvo ese salto del valor máximo al mínimo que se produjo durante el otoño (tablas 3.3 y 3.4).

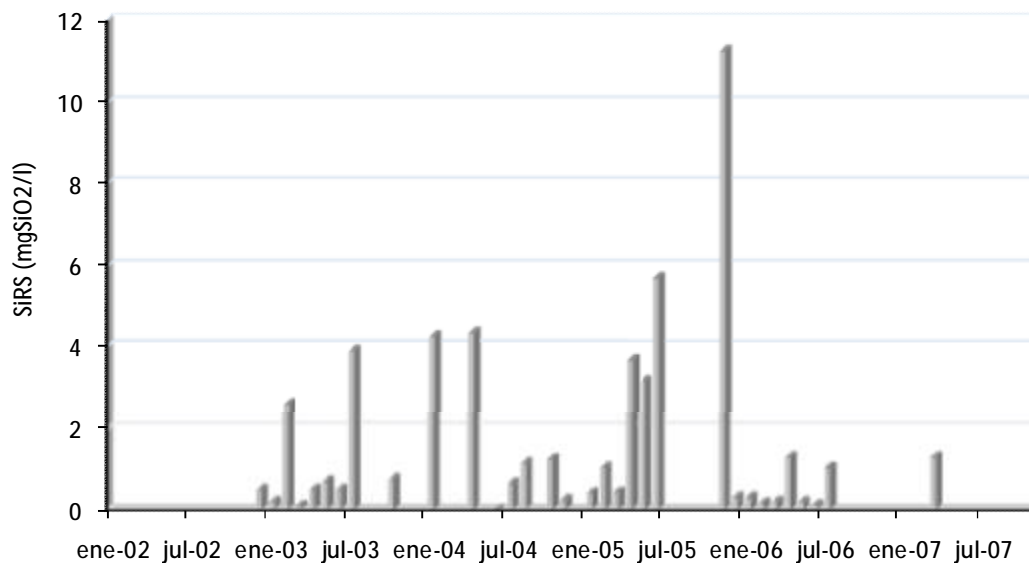


Figura 3.17. Variación de las concentraciones de SiRS en la laguna de Carralagroño entre 2001 y 2007.

3.3.10. Análisis de la relación entre las variables fisicoquímicas

Los resultados estadísticamente significativos obtenidos del test de correlación de Pearson realizado para el conjunto de variables fisicoquímicas se muestran en la tabla 3.7.

El pH se mostró positivamente correlacionado con la profundidad máxima, con el porcentaje de saturación de oxígeno y con la temperatura ($p < 0,01$), y negativamente con la alcalinidad total ($p < 0,01$). Se observó que la alcalinidad total, a su vez, se correlacionaba con la concentración de fósforo total ($p < 0,05$). Además, la profundidad máxima se correlacionaba inversamente con la concentración de fósforo total ($p < 0,05$).

Respecto a los compuestos inorgánicos de nitrógeno, la concentración de NO_3 y de NH_4 se mostraron correlacionadas entre sí ($p < 0,01$), así como el NO_3 con el Ni ($p < 0,01$) y con el N_T ($p < 0,05$). Del mismo modo, la concentración de P_{RS} se correlacionó con la de los compuestos inorgánicos mayoritarios de nitrógeno, con la concentración de N_T y con la de silicatos ($p < 0,05$). La conductividad eléctrica se correlacionó positivamente con la temperatura ($p < 0,01$) y con algunos de los nutrientes (NO_3 , Ni, N_T , P_{RS} , Pt) ($p < 0,05$), y negativamente con la profundidad máxima ($p < 0,01$).

Tabla 3.7. Resultados significativos del análisis de correlación de Pearson entre las variables fisicoquímicas medidas entre octubre de 2001 y septiembre de 2007 en Carralagroño (r_{Pearson} y p). Se omitieron los valores de r y de p de las correlaciones que no fueron significativas, y se sombrearon en azul claro las correlaciones en las que $p < 0,05$ y en azul más oscuro las correlaciones en las que $p < 0,01$.

		OD(%)	CE	pH	Alc-t	PRS	Pt	Ni	Nt	N/P	logNO ₂	logNO ₃	logNH ₄	logNo	logSiO ₂
Z	r_{Pearson}		-,574**	,374**	-,411**		-,358		-,405		,529				
	p		,000	,007	,003		,044		,021		,029				
T ^a	r_{Pearson}	,564**	,439**	,424**	-,398**										
	p	,000	,001	,002	,005										
OD(mg/l)	r_{Pearson}	,740**		,345											
	p	,000		,013											
OD(%)	r_{Pearson}			,563**	-,333*		,375								
	p			,000	,019		,035								
CE	r_{Pearson}					,421*	,406*	,573**	,487**			,496**			
	p					,017	,021	,001	,005			,004			
pH	r_{Pearson}				-,506**										
	p				,000										
Alc-t	r_{Pearson}						,411*		,489**					,374*	,414*
	p						,022		,005					,046	,018
PRS	r_{Pearson}							,415*	,357*			,513*	,403*		,417*
	p							,018	,045			,003	,022		,048
Pt	r_{Pearson}							,404*	,514**	-,503**					
	p							,022	,003	,005					
Ni	r_{Pearson}								,482**			,745**	,724**		
	p								,005			,000	,000		
Nt	r_{Pearson}											,425*		,689**	
	p											,015		,000	
logNO ₃	r_{Pearson}												,498**		
	p												,004		

Los dos primeros ejes que resultaron del análisis de componentes principales realizado para los datos fisicoquímicos de Carralagroño de 2001 a 2007 absorbieron un 40,4% y un 25,0% de la varianza de los datos, respectivamente (figura 3.18). Es decir, que en total, la ordenación en el espacio bidimensional de las variables fisicoquímicas de Carralagroño consiguió explicar un 65,4% de la variabilidad.

Se puede distinguir un primer eje de “nutrientes”, en el que se sitúan todos los compuestos de nitrógeno y el fósforo reactivo soluble a un lado y la profundidad y el oxígeno en el lado opuesto. Respecto al segundo eje, podría denominarse de “oxígeno y pH”, ya que en un extremo del mismo se colocan la concentración de oxígeno, el pH y la temperatura, y en el otro la alcalinidad total y la concentración de fósforo total.

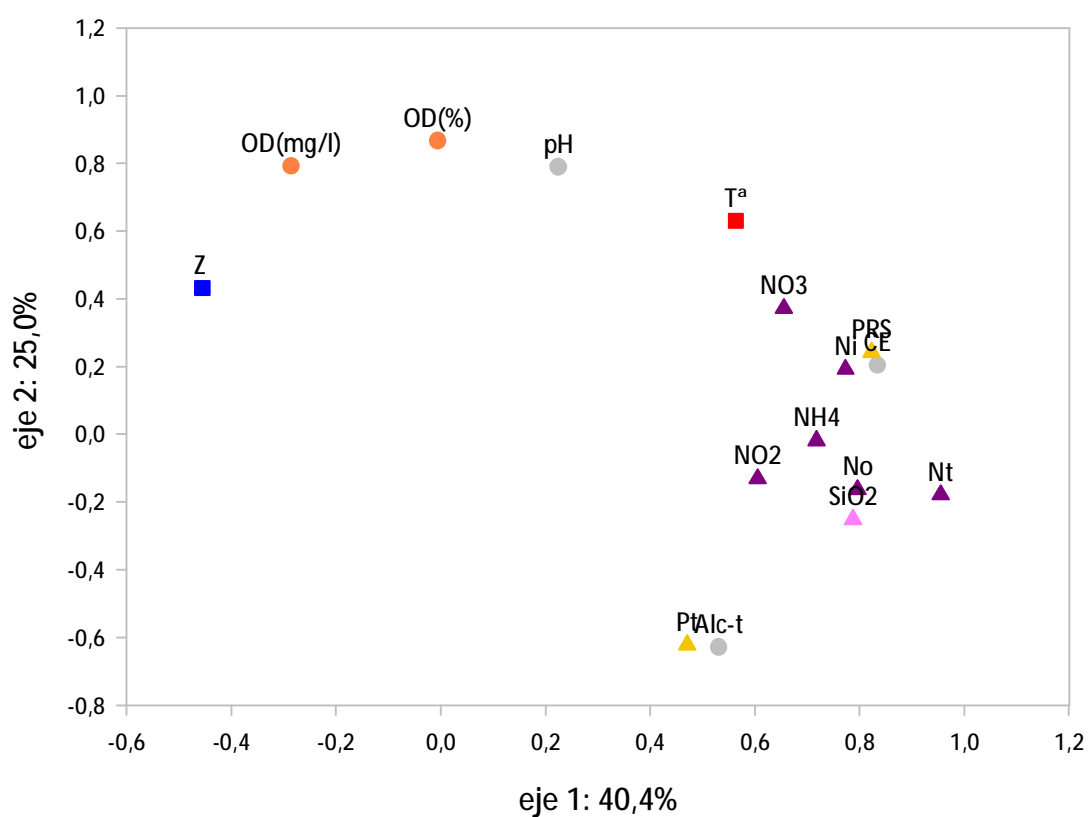


Figura 3.18. Análisis de componentes principales realizado para las variables fisicoquímicas medidas en la laguna de Carralagroño entre octubre de 2001 y septiembre de 2007.

Tabla 3.8. Valores de correlación de cada una de las variables con los tres primeros componentes obtenidos del ACP. Se colorean en azul y en amarillo las variables con valores más altos y más bajos, que sirvieron de referencia para definir el significado de cada uno de los ejes.

	Componente		
	1-40,4%	2-25,0%	3-10,3%
Z	-,455	,432	,634
T ^a	,564	,630	-,435
OD(mg/l)	-,286	,792	,242
OD(%)	-,006	,866	-,130
CE	,834	,203	-,366
pH	,225	,789	-,327
Alc-t	,531	-,629	,152
P _{RS}	,823	,242	-,125
Pt	,471	-,621	-,085
NO ₂	,605	-,131	,565
NO ₃	,655	,372	,522
NH ₄	,718	-,018	,144
Ni	,773	,193	,441
No	,796	-,163	-,135
Nt	,955	-,178	-,032
SiO ₂	,787	-,251	-,018

3.4. Discusión

En las lagunas en las que la luz puede penetrar hasta el fondo, la turbidez debida al fitoplancton acostumbra a ser poco importante. En general, al ser capaces de extraer los nutrientes del sedimento, los macrófitos compiten con ventaja por los nutrientes con el fitoplancton, poblando el litoral y el fondo de la cubeta. Sólo en situaciones como grandes aportes de nutrientes u otros factores que limitan el crecimiento de los macrófitos, se favorece el mantenimiento de poblaciones fitoplanctónicas importantes que incrementan la turbidez. Sin embargo, en este tipo de sistemas acuáticos someros, la turbidez debida a sólidos inorgánicos en suspensión puede ser considerable. Éstos son aportados principalmente por los mismos materiales del sedimento de la laguna cuando las condiciones climatológicas (vientos y precipitaciones) lo permiten (Montes y Martino, 1987). Las arcillas, por ejemplo, forman suspensiones coloidales estables que quedan en suspensión. No obstante, esta situación acostumbra a ser temporal en las lagunas someras, limitándose a las etapas inmediatas al llenado (Alonso, 1998) o a momentos muy puntuales de fuertes vientos, como parece que sucede en Carralagroño a juzgar por las medidas de transparencia.

Respecto a la evolución de los valores de temperatura, la escasa profundidad de la columna de agua y su marcado carácter temporal hacen que se homogeneíce completamente por los vientos y no se establezcan gradientes térmicos persistentes entre la superficie y el fondo. En otoño e invierno la temperatura del agua y la del aire permanecen prácticamente iguales, o incluso la del agua llega a ser inferior en determinados momentos. En primavera y verano, por el contrario, una vez que el agua alcanza temperaturas superiores a 12 °C (aproximadamente) suele permanecer más caliente que el aire hasta la desecación total de la cubeta, o bien hasta la llegada del otoño. Esta resistencia a los cambios de temperatura del agua respecto al aire se debe a la estructura del agua, con puentes de hidrógeno intermoleculares que le confieren un alto calor específico, que se traduce en una gran inercia térmica. A pesar de esta propiedad, las aguas de laguna llegan a cubrir un rango muy amplio de temperaturas a lo largo del año, observándose diferencias significativas entre estaciones, ya que el volumen de agua, sobre todo en verano, es lo suficientemente pequeño como para que sea posible calentarlo con la energía solar.

La variabilidad estacional de la salinidad en las lagunas temporales es muy marcada y está íntimamente relacionada con los cambios de nivel de las aguas, ligados a su vez al régimen pluviométrico anual y plurianual. Dicha variación suele ser cíclica, pero presenta modificaciones interanuales acusadas como consecuencia del acortamiento o

alargamiento del período de inundación, y como corresponde a una zona del ámbito mediterráneo.

La salinidad del agua de la laguna de Carralagroño se justifica como el producto conjunto de dos fenómenos: la disolución de yeso, minerales carbonatados, y halita durante la lenta y prolongada migración de los flujos subterráneos (justificando conductividades en torno a 4-5mS/cm) y la concentración por evaporación del agua libre en el propio vaso de las laguna, que constituye la causa principal y determinante de la salinidad final (Gobierno Vasco, 1996). Esto último queda corroborado por los resultados obtenidos, en los que la conductividad eléctrica se correlaciona con la temperatura ($r_{\text{Pearson}}=0,439$; $p=0,001$; $N=51$) debido a que los valores altos de ésta implican mayor evaporación y concentración de sales. Por otro lado, no hay que olvidar la redisolución de sales que se produce en la propia cubeta que provoca un pico de conductividad en otoño, al comienzo del ciclo hidrológico.

La salinidad de la mayoría de las lagunas saladas españolas se encuentra dentro de un rango comprendido entre 7 y 300g/l (Comín y Alonso, 1988). En Carralagroño, la suma total de los iones mayoritarios da como resultado una salinidad que varía a lo largo de un ciclo hidrológico entre 15 y 76g/l. Más de la mitad de sus valores de salinidad (52%) la sitúan en el rango de las aguas hiposalinas, entre 3 y 20‰, el 36,5% en el de las mesosalinas, entre 20 y 50‰, y el 11,5% por encima de 50‰, que la incluiría dentro de la categoría de aguas hipersalinas (Hammer, 1986).

La composición iónica final de una masa de agua es el resultado de una serie de procesos químicos que actúan secuencialmente. Las precipitaciones contienen ciertas cantidades de solutos procedentes de la atmósfera, en general despreciables. Una vez en la superficie terrestre, la evolución de la composición del agua dependerá de la abundancia relativa de los diferentes minerales presentes en el sustrato y de su resistencia a la disolución. La mineralización es mayor en sustratos evaporíticos, así como en regiones pobres en vegetación y fácilmente erosionables. El endorreísmo y la aridez del clima pueden inducir a la formación de aguas hipersalinizadas. Los aportes de sales a través de las aguas subterráneas también son una importante fuente de mineralización. En acuíferos poco permeables, cuando hay flujos bien de largo recorrido o bien de largo tiempo de residencia en el sustrato, el agua pasa por un proceso de “envejecimiento” en el que se sustituyen carbonatos por cloruros y calcio por sodio, y se incrementa de manera general la concentración de iones (Alonso, 1985b, 1988).

La mineralización total es debida, principalmente, a la presencia de siete iones (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ , Cl^- , SO_4^{2-} y HCO_3^- o CO_3^{2-}). Las proporciones relativas con que los diferentes iones entran a formar parte de la mineralización de las aguas continentales son extremadamente variables, siendo esta variabilidad y el alejamiento de los equilibrios lo que mejor define a estas aguas respecto de las marinas (Margalef, 1983). En general, puede decirse que para valores de mineralización total reducidos y pH más ácidos, el carbonato y el calcio constituyen la fracción dominante, y que a medida que se incrementa la salinidad, van cobrando importancia el resto de los iones. Estos cambios van asociados generalmente a la evaporación en procesos endorreicos (Eugster y Hardie, 1978), y muchas veces tienen que ver con la solubilidad relativa de las diferentes sales, que va desde un mínimo del carbonato cálcico, que es la primera que precipita, hasta un máximo del cloruro cálcico, que es la más soluble (tabla 3.9). Sin embargo, la última sal que suele precipitar es el cloruro sódico, ya que el calcio ya no está disponible por haber precipitado con los carbonatos y los sulfatos.

	CO_3^{2-}	SO_4^{2-}	Cl^-
Na^+	0,4	0,3	1
Mg^{2+}	0,0004	0,9	1,3
Ca^{2+}	0,00005	0,006	1,5

Tabla 3.9. Solubilidad relativa de las sales formadas por los iones principales en las aguas dulces, en agua destilada a 10°C (Alonso, 1998).

En relación a la composición iónica de sus aguas, las lagunas salinas españolas se pueden englobar en dos grandes grupos según su dominancia aniónica: cloruradas y sulfatadas; y un tercer grupo de carácter mixto: cloro-sulfatadas (Montes y Martino, 1987). Es a este tercer grupo al que pertenece la laguna de Carralagroño.

Al igual que la mayoría de las lagunas salinas españolas (Comín y Alonso, 1988), la laguna de Carralagroño presenta una composición iónica clorurado sulfatado sódica magnésica, con una secuencia iónica del tipo $\text{Na}^+-(\text{Mg}^{2+})-\text{Cl}^--\text{SO}_4^{2-}$ (Eugster y Hardie, 1978). Por lo general, ésta es también la secuencia característica de las lagunas saladas de la cuenca del Ebro y de unas pocas de las de Andalucía (Montes y Martino, 1987) y de La Mancha (Alonso, 1998).

Según la clasificación de Alonso (1998), Carralagroño entraría dentro del grupo de las lagunas saladas, de concentración mayor de 100meq/l (suma de aniones mayoritarios),

ya que presenta valores de entre 250 y 1200meq/l. Para este tipo de lagunas españolas, los porcentajes de iones reflejados por Alonso (1998) reflejan una codominancia de Cl^- y SO_4^{2-} para los aniones y de Na^+ y Mg^{2+} para los cationes, apareciendo porcentajes minoritarios de $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$ y de Ca^{2+} y K^+ . La situación es marcadamente atalasohalina debido a la precipitación parcial de las distintas sales que van desapareciendo del agua con la evaporación, siempre en primer lugar las de productos de solubilidad más bajos. En estas aguas saladas suele predominar el cloruro sobre el sulfato, y en España esta situación ($\text{Cl}^- > \text{SO}_4^{2-} > \text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$) suele ser típica de lagunas endorreicas sometidas a evaporación (Comín *et al.*, 1991).

Aunque las proporciones entre los diferentes iones son bastante estables, los procesos de concentración por evaporación pueden producir importantes modificaciones. Esto sucede en aguas saladas en las que domina el sulfato sobre el bicarbonato, como por ejemplo la laguna de Hoya Rasa (laguna hipersalina temporal de la provincia de Albacete, con macrófitos sumergidos similares a los de Carralagroño y vegetación marginal también muy alterada por el pastoreo y los cultivos) en la que las aguas de alimentación son de tipo $\text{SO}_4^{2-}\text{-Cl}^-\text{-Mg}^{2+}\text{-(Na}^+)$, y al concentrarse pasan a $\text{Cl}^-\text{-(SO}_4^{2-})\text{-Na}^+\text{-(Mg}^{2+})$ (Eugster y Hardie, 1978).

El sodio se comporta como el principal catión en la mayoría de lagunas españolas (Montes y Martino, 1987, Alonso, 1998), seguido del magnesio y del calcio. La baja solubilidad del carbonato cálcico respecto de otras sales (tabla 3.9), puede explicar la escasa presencia de los iones que lo forman en la laguna de Carralagroño.

La alcalinidad total se define como la capacidad del agua para neutralizar ácidos y representa la suma de las bases que pueden ser tituladas. En las aguas dulces proviene principalmente de la disolución de los carbonatos. Éstos son muy poco solubles, pero pueden ser más fácilmente atacados si el agua tiene cierto grado de acidez. En España, sólo algunas lagunas subsalinas e hiposalinas poseen valores muy elevados de carbonatos y bicarbonatos y por tanto de alcalinidad (Alonso, 1998).

Los valores de alcalinidad de Carralagroño resultan bajos comparados con los registrados en otras lagunas salinas que presentan un mayor contenido de HCO_3^- y CO_3^{2-} , como La Salada de Chiprana (varía entre 8,47 y 11,06meq/l en superficie) (Vidondo *et al.*, 1993), y más altos que los observados por ejemplo en la laguna hiposalina de Medina (1,78meq/l de media) (Montes *et al.*, 1982).

La calcificación de los carófitos, que tiene lugar a raíz del incremento de su producción primaria, provoca una disminución de iones Ca^{2+} en la columna de agua, contribuyendo a la disminución de los valores de alcalinidad en los meses de máxima actividad fotosintética de estos macrófitos, al precipitar en forma de carbonatos (Montes *et al.*, 1982). Estos procesos pueden estar provocando los reducidos valores de alcalinidad que se miden en primavera y verano en Carralagroño, coincidiendo con los registros de pH más altos.

El promedio del porcentaje de saturación de oxígeno para los seis ciclos estudiados fue de 128%, similar a las medias registradas en la Laguna de Medina (134%) (Montes *et al.*, 1982), en la laguna de El Pueblo (129%) (Díaz-Ferrer *et al.*, 2003) o en Carravalseca (125%), y ligeramente superior al de Manjavacas (119%) (Díaz-Ferrer *et al.*, 2003).

La concentración de oxígeno en el agua se relaciona con la actividad fotosintética. Los valores elevados de oxígeno disuelto observados en primavera se deben a que se trata de un momento en que la temperatura del agua es bastante alta y hay disponibilidad de nutrientes, lo que favorece la producción. Como se comprobará en capítulos posteriores (capítulo 4), los macrófitos en esta época se encuentran en sus máximos de cobertura y biomasa; no obstante los picos de oxígeno pueden deberse a momentos de mayores tasas de producción primaria por parte de determinadas poblaciones de fitoplancton, fitobentos o clorofíceas filamentosas, y tasas más bajas de descomposición. Como se analizará también más adelante (capítulos 4 y 5), la correlación inversa de los valores de porcentaje de saturación de oxígeno con la clorofila *a* ($r_{\text{Pearson}} = -0,492$; $p = 0,004$; $N = 33$), hace suponer que estos picos de oxígeno se deben a la actividad de organismos fotosintéticos diferentes del fitoplancton. La vegetación acuática podría ser la que controlara la distribución temporal de este parámetro en estas aguas casi siempre saturadas de oxígeno, con denso tapiz vegetal y poca profundidad. En mediciones efectuadas en el Lucio del Aro, en la marisma de Doñana, con un tapiz de macrófitos muy denso, se detectó que la concentración de oxígeno parecía estar estrechamente ligada a la fenología de la vegetación sumergida y flotante, con máximos durante su desarrollo y mínimos durante su descomposición o ausencia (Montes *et al.*, 1982). Esta explicación podría aplicarse a la variación temporal de la concentración de oxígeno en la laguna de Carralagroño, según los resultados obtenidos. Analizando los valores de oxígeno a lo largo de los diferentes ciclos, se observa que los ciclos más húmedos pueden considerarse, en general, más productivos, en cuanto a que se dan varios momentos de concentraciones elevadas de oxígeno a lo largo de los mismos.

Las aguas de las lagunas salinas españolas tienen un pH variable, pero preferentemente poseen un carácter básico, con valores de pH que suelen oscilar entre 7 y 9 (Montes y Martino, 1987). Los valores de Carralagroño fueron, por ejemplo, aún más básicos que

la media de los datos de dos ciclos hidrológicos de las lagunas salinas manchegas de El Pueblo (8,53) y Manjavacas (8,67) (García-Ferrer *et al.*, 2003), que la media observada en la superficie de la Laguna Salada de Chiprana (Zaragoza) (8,3) (Guerrero *et al.*, 1991, Vidondo *et al.*, 1993) y que el valor medio de 8,47 registrado para la laguna de Medina, laguna endorreica salina del valle del Guadalquivir (Montes *et al.*, 1982). Los valores que más se asemejan son los medidos para el mismo período de tiempo (octubre 2001-septiembre 2007) en la laguna de Carravalseca (media=8,87, mínimo=7,46 y máximo=10,40), perteneciente al mismo complejo lagunar y de características hidrogeológicas muy similares a Carralagroño. El valor mínimo absoluto registrado fue de 7,45 en agosto de 2002, y pudo verse motivado por tratarse de un momento en que, debido a unas tormentas estivales fuertes, la laguna mostró una lámina de agua muy somera tras seis meses de intensa sequía, y por tanto no hubo producción primaria.

En los sistemas acuáticos, el valor de pH se incrementa como consecuencia de un aumento en la captación de CO₂ que va asociado a la producción primaria y que desplaza el equilibrio iónico carbonato-bicarbonato, produciéndose la hidrólisis de ambos, la precipitación de carbonato cálcico y la liberación de grupos hidroxilo. En el siguiente capítulo se verá como la correlación inversa del pH con la concentración de clorofila *a*, ($r_{\text{Pearson}}=-0,428$, $p=0,013$; $N=33$) subraya de nuevo la importancia de la fotosíntesis no fitoplanctónica en determinados momentos en la laguna.

El fósforo es el elemento químico más estudiado en limnología, siendo el nutriente responsable del desarrollo masivo de las algas en buena parte de los casos. Su ciclo transcurre entre el agua y los sedimentos, y no existe un intercambio con la atmósfera, como en el caso del nitrógeno. Además, los pequeños aportes naturales son captados con avidez por los organismos, por lo que, en comparación con otros nutrientes, su concentración en las aguas naturales suele ser muy pequeña.

Muy probablemente, la reserva de fósforo de Carralagroño sea mucho mayor de la que se encuentra disponible. Éste puede encontrarse retenido en los sedimentos formando compuestos como fosfato cálcico, debido a que, a esos valores de pH, su solubilidad está limitada por las concentraciones de Ca²⁺ (Golterman, 1975). Al aumentar la actividad fotosintética y como consecuencia el pH, parte del fosfato coprecipita con el carbonato cálcico (Otsuki y Wetzel, 1972). De ahí puede venir la correlación positiva entre la concentración de P_{RS} y los valores de alcalinidad en Carralagroño, aunque ésta no llega a ser estadísticamente significativa ($r_{\text{Pearson}}=0,334$, $p=0,066$; $N=32$); no obstante, los bajos valores de ambas variables también podrían estar relacionados con la producción primaria. La concentración de ortofosfato (P_{RS}) puede depender también de la posible precipitación de hidroxiapatita (Ca₁₀(PO₄)₆(OH)₂) (Florín, 1994). Se trata de

un mineral muy poco soluble $K_{sp} (a25^{\circ}C)=3,04 \cdot 10^{-59}$ (Patel y Brown, 1975) que sólo se disuelve en condiciones de pH inferior a 5,5.

Por tanto, en una laguna como Carralagroño, en la que los valores de pH registrados durante el período de estudio siempre fueron superiores a 7,45, una vez que el ortofosfato precipita formando este mineral, no vuelve a disolverse y, de esta forma, no vuelve a estar en circulación disponible para los organismos. Este puede ser un mecanismo importante de limitación al desarrollo fitoplanctónico, pero, en contraste, se ha descrito que los macrófitos son capaces de aprovechar el fosfato de cristales de apatita presentes en los sedimentos (Golterman, 1984). El calcio es, efectivamente, uno de los principales agentes inmovilizadores de fosfato, tanto en periodos de inundación como de desecación, y el único a estos valores de pH.

Al comienzo del ciclo hidrológico, las aguas de escorrentía procedentes de las primeras lluvias pueden estar arrastrando a la laguna importantes aportes de fósforo de origen alóctono. Pero resulta aún más importante el efecto de la lluvia y el viento a la hora de remover los sedimentos del fondo y liberar parte del fósforo soluble atrapado en el sustrato procedente de los restos orgánicos del ciclo anterior. La máxima concentración de ortofosfato observada en Carralagroño al comienzo de la inundación en todos los ciclos hidrológicos disminuye posteriormente como consecuencia de la asimilación biológica. Lo mismo sucede en las lagunas salinas temporales manchegas estudiadas por Florín (1994). La concentración de fósforo total en Carralagroño, sin embargo, alcanza valores muy elevados, que pueden estar reflejando depósitos de fósforo insoluble no disponible en determinadas condiciones para la mayoría de los organismos fotosintéticos.

Aunque en la mayoría de los medios acuáticos parece ser el fósforo el nutriente que actúa como principal limitante del desarrollo de las algas, el nitrógeno también puede cumplir este papel para determinadas aguas continentales y para algunos grupos de clorofíceas (Kalf, 2002).

El patrón temporal de distribución de nitrógeno resulta muy complicado para los medios someros, debido a la relación intensa y permanente entre el sustrato y la columna de agua (Montes *et al.*, 1982). El ciclo del nitrógeno es tremendamente complejo y se basa, fundamentalmente, en una serie de procesos bioquímicos. La reserva de nitrógeno en el agua se encuentra en tres formas: gas disuelto, compuestos inorgánicos (nitrato, nitrito y amonio) y compuestos orgánicos. Las algas y los macrófitos lo absorben principalmente en forma de amonio y de nitrato, este último menos ya que tienen que reducirlo después, pero hay procesos metabólicos en los que están implicadas las otras formas de

nitrógeno. Las entradas de nitrógeno al sistema se producen a través de la fijación del nitrógeno atmosférico por bacterias, a la precipitación atmosférica y a la entrada a través de las aguas subterráneas y de drenaje. Las pérdidas de nitrógeno son debidas a la salida de agua del medio, a la reducción del NO_3 a N_2 por desnitrificación bacteriana y a la pérdida de nitrógeno orgánico e inorgánico en los sedimentos del fondo. De esta forma, el ciclo no sólo transcurre en lo que es estrictamente la lámina de agua, sino que ocupa las interfases atmósfera-agua y agua-sedimentos (Montes *et al.*, 1982).

Las concentraciones elevadas de nitrógeno que se midieron en la laguna de Carralagroño durante los meses de primavera, coincidieron en su mayoría con la época de lluvias, los valores mínimos de clorofila *a*, y, por tanto, de biomasa fitoplanctónica, y el comienzo de desarrollo de los macrófitos, períodos en los que el consumo del nitrógeno disuelto es bajo. Los valores mínimos de nitrógeno se registraron en momentos de fuerte desarrollo algal, que son épocas en las que también puede haber pérdidas debidas a la desnitrificación bacteriana anaeróbica (Montes *et al.*, 1982). En el caso de Carralagroño, esta situación se daría en los meses de otoño y parte del invierno. En general, cuando el fondo está ocupado por un importante tapiz vegetal, todo el nitrógeno presente puede estar incorporado en los tejidos de los macrófitos, encontrándose concentraciones bajas, como sucede en verano con la concentración de amonio en Carralagroño. Las correlaciones significativas que se producen entre las concentraciones de los diferentes compuestos de nitrógeno se deben principalmente a las fuertes interrelaciones ya mencionadas que existen entre ellos.

Respecto a la concentración de NO_2 , al encontrarse éste en una posición intermedia entre los procesos de oxidación del amonio y reducción de los nitratos, el ciclo o distribución temporal de su concentración es muy irregular y, por tanto, de difícil interpretación (Montes *et al.*, 1982). Este compuesto incrementa su concentración en los meses de mayor profundidad en la laguna, y de hecho ambas variables se correlacionan positiva y significativamente ($r_{\text{Pearson}}=0,529$; $p=0,029$; $N=32$).

Los compuestos de nitrógeno también pueden ser retenidos por precipitación con iones presentes en las lagunas salinas como es el caso de la illita, mineral que desempeña una función única en la adsorción de amonio (Golterman, 1984), ya que éste es capaz de sustituir al K^+ en su estructura.

El silicio es un elemento determinante en el desarrollo de las diatomeas, que asimilan gran cantidad del mismo para la síntesis de sus frústulos, modificando su concentración en los sistemas acuáticos. La disponibilidad de silicato, por tanto, puede llegar a ser muy importante para la productividad de las aguas de estos ecosistemas. En suelos

arenosos y con alcalinidades altas las aguas serán ricas en silicio, que se mantiene en disolución, pero esto no es así en sustratos arcillosos (Montes *et al.*, 1982) como el de la laguna de Carralagroño. En general, los valores más bajos de concentración de sílice en este tipo de sistemas acuáticos se registran en momentos de gran desarrollo de las poblaciones de diatomeas que forman parte del fitobentos y del fitoplancton o ticoplancton. En la laguna de Carralagroño, los valores registrados de sílice reflejan un único patrón destacable y que se repite en los ciclos hidrológicos estudiados, que es la reducción drástica de concentración que se produce entre los meses de noviembre (máximo de 4,3mg/l) y diciembre (mínimo de 0,5mg/l). Este comportamiento puede relacionarse con un valor máximo que coincide con la entrada de las aguas, momento en que aún no se han desarrollado las diatomeas, y un consumo debido a un importante desarrollo de las diatomeas en esa época, como podrá observarse en el capítulo 4 del presente trabajo.

Es importante tener en cuenta la influencia que la presencia de viñedos en casi un 85% de la cuenca puede estar ejerciendo sobre la llegada de nutrientes a las aguas de la laguna. Principalmente se añaden al sedimento fósforo, nitrógeno y potasio, y en ocasiones también magnesio. El abonado de las viñas se realiza en la fase de parada vegetativa de las mismas, generalmente en los meses de febrero y marzo (Remesal y López, 2008). En el mes de febrero se observa el segundo valor medio más alto de clorofila *a* en la laguna (capítulo 4), y en marzo es cuando suele producirse la formación de *blooms* de *Cladophora fracta* (capítulo 4), circunstancias ambas que podrían estar relacionadas con las entradas de nutrientes a la laguna desde los viñedos.

En el análisis de componentes principales realizado con las variables fisicoquímicas de Carralagroño de los seis ciclos hidrológicos (octubre 2001 a septiembre 2007) se detectaron ciertos comportamientos interesantes de las variables. El oxígeno disuelto, el pH y la profundidad son variables que se situaron en la misma región del espacio que delimitaban los dos primeros ejes, que absorbieron un 40,4% y un 25,0% de la varianza, respectivamente (figura 3.18). Son variables cuyos valores máximos se alcanzaron en los meses de primavera, relacionados con momentos de volúmenes máximos de agua en la laguna y de máximo apogeo de los macrófitos, como se verá más adelante (capítulo 4), y por tanto con importantes tasas de producción primaria, y tasas más bajas de descomposición. Los valores mínimos se registraron en otoño, en ausencia de macrófitos y con la laguna recibiendo las primeras lluvias del ciclo hidrológico, situación que favorece tasas de descomposición importantes. En el extremo opuesto respecto al eje 2, que hemos denominado “oxígeno y pH” se situaron la alcalinidad y la concentración de fósforo total. Estas variables, al contrario que las anteriores, presentaron valores máximos en otoño o invierno. La alcalinidad se debe principalmente a la concentración de HCO_3^- , que es mayor en la laguna cuando la producción primaria (en este caso la de los macrófitos) es menor, y por tanto hay un consumo inferior de

carbono inorgánico. Un tercer grupo lo constituirían las variables que cuantifican la concentración de los diferentes compuestos de nitrógeno, tanto inorgánico como orgánico. Todas ellas se colocan en el mismo extremo del eje 1, o eje de “nutrientes”. La mayoría de ellas alcanzaron sus valores más elevados en los meses de primavera, mientras que en este caso, los mínimos se registraron en verano. Si en primavera se da una gran concentración de estos nutrientes en el agua, los organismos que en esta época viven y producen en la laguna agotan dichos nutrientes, haciendo que en verano sus concentraciones hayan disminuido drásticamente.

3.5. Conclusiones

- La salinidad de la laguna de Carralagroño viene dada inicialmente por los flujos subterráneos locales de larga permanencia en el sustrato que llegan cargados de sales a la laguna y se acentúa por concentración de dichas sales debida a evaporación en la propia cubeta.
- La laguna de Carralagroño presenta una composición iónica clorurado-sulfatado sódica magnésica. Concretamente, su secuencia iónica es del tipo $\text{Na}^+-(\text{Mg}^{2+})-\text{Cl}^--\text{SO}_4^{2-}$.
- El oxígeno disuelto y el pH, que presentan valores en general bastante altos en Carralagroño, son variables que se encuentran correlacionadas entre sí y con la profundidad de la laguna, dando una idea de su relación con la producción primaria en épocas de primavera y verano. Este grupo de variables a su vez se correlaciona negativamente con la concentración de fósforo total y con la alcalinidad, que presentan valores mayores al comienzo del ciclo, cuando la descomposición es también mayor.
- El fósforo disuelto en el agua de Carralagroño es escaso comparado con la gran reserva de fósforo que se encuentra atrapado en los sedimentos, formando compuestos insolubles a los valores tan básicos de pH que se dan en la laguna. Éste puede ser un mecanismo importante de limitación al desarrollo fitoplanctónico, pero es posible que no sea así para los macrófitos, que aprovechan el fosfato de los sedimentos.
- Las concentraciones más elevadas de los compuestos de nitrógeno se registran en primavera, cuando la profundidad de la laguna es mayor y los macrófitos están presentes. Los valores mínimos de nitrógeno se registraron en los meses de otoño y parte del invierno, momentos de fuerte consumo por parte de las algas, como se verá en el capítulo 4.
- El silicio es escaso en Carralagroño, debido al carácter arcilloso y básico de sus suelos. Los valores máximos de este elemento coinciden con la entrada de las primeras aguas otoñales, y van seguidos de un fuerte consumo por parte de las diatomeas (capítulo 4) que les hace descender hasta el mínimo a finales del otoño o comienzos del invierno.

4. COMUNIDADES BIOLÓGICAS

4.1. Introducción

Los organismos que habitan en los sistemas acuáticos salinos temporales necesitan contar con mecanismos que les permitan sobrevivir a las restricciones que imponen estos ambientes. En primer lugar, precisan desarrollar adaptaciones fisiológicas adecuadas para regular las relaciones osmóticas entre su medio interno y el ambiente externo, muy concentrado en iones y tremendamente cambiante. Además, los ritmos de sus ciclos vitales deben ser lo suficientemente flexibles como para soportar los cambios constantes de los ambientes en los que viven. Las especies de mayor éxito en estos ambientes salinos son aquéllas que están adaptadas a un elevado grado de imprevisibilidad ambiental. Son elementos oportunistas, que por exclusión competitiva de ambientes menos forzados, encuentran en estos medios acuáticos de condiciones extremas un lugar apropiado para su desarrollo (Montes y Martino, 1987).

En el período de inundación, los amplios rangos de temperatura y de conductividad obligan a una composición específica reducida basada en especies euritermas y eurihalinas, o bien a cambios importantes en la composición de la comunidad a lo largo del ciclo, asociados a los cambios en las condiciones fisicoquímicas del agua. Pero las restricciones más esenciales, sin duda, vienen dadas por la existencia de un período de sequía estival de duración variable, durante el cual los organismos tienen dos posibles opciones para que su especie perdure: salir al medio terrestre antes de que sea demasiado tarde o desarrollar formas de resistencia hasta que vuelvan las condiciones favorables. Además, es importante para ello contar con sistemas de detección que les permitan anticiparse al período de desecación (Margalef, 1983), así como detectar los primeros estadios de llenado de la laguna (Amat, 1979), lo que les proporciona ventaja competitiva sobre otras especies. La mayoría de los grupos de animales de estos hábitats pueden producir huevos de desarrollo inmediato, o bien poseen formas latentes en avanzado estado de desarrollo, para aprovechar al máximo la fase húmeda y asegurar la reproducción (Alonso, 1998).

En las aguas saladas, no sólo la concentración de sales en sí misma, sino también las proporciones aniónicas, tienen una gran importancia a la hora de determinar la distribución de las especies. A medida que la relación $\text{Cl}^-/\text{SO}_4^{2-}$ aumenta, la semejanza

con las aguas marinas es mayor, y aparecen especies taxonómicamente más cercanas a las que se dan en el mar (Comín *et al.*, 1983, Alonso, 1998). Además, en condiciones de salinidades más elevadas, los organismos son generalmente más pequeños, pero también se observan cambios en las relaciones alométricas (Alonso, 1998).

Se han elaborado varias aproximaciones más o menos detalladas a la biota en general de los sistemas salinos peninsulares (Montes y Martino, 1987; Comín y Alonso, 1988, Alonso, 1998), además de algunas otras centradas en sistemas o regiones concretas (Comín *et al.*, 1983).

La información sobre algas en ambientes salinos es bastante escasa (Hammer *et al.*, 1983, Díaz, 1998) y las determinaciones están hechas a menudo a nivel de género. Pese al gran cosmopolitismo observado entre las especies de lagos salinos (Por, 1980), la falta de referencias dificulta, en gran medida, su identificación y comparación con otros estudios. En el caso de las lagunas de Laguardia, y en concreto de la laguna de Carralagroño, se suma una dificultad adicional, que es la condición temporal del ambiente y su situación de ecotono entre un ambiente terrestre y uno acuático (Margalef, 1987).

Frecuentemente, cuando la salinidad aumenta, el número de especies de fitoplancton y fitobentos decrece, hasta llegar a desaparecer en salmueras concentradas (Iltis, 1974; Hammer *et al.*, 1983). En general, se suele dar un reemplazo acelerado de las especies, que no logran establecerse en un medio altamente fluctuante (Covich, 1996). Por este motivo, es difícil encontrar en este tipo de sistemas especies de las que clasificamos como “abundantes”. Entre las estrategias evolutivas que se postulan en dichos ambientes, está la de una gran reclutamiento de especies a lo largo del período de inundación, promovido fundamentalmente por los cambios fisicoquímicos del ambiente (Melack, 1981; Hammer, 1986; Vareschi, 1987; Bonis *et al.*, 1995), aunque el papel del pastoreo puede tener también mucha importancia (Jellison y Melack, 1988; Evans *et al.*, 1995). En ocasiones, el número total de taxones puede llegar a ser semejante al observado en ambientes permanentes de menor salinidad, debido al ya mencionado continuo recambio de las especies (Comín, 1981; García y Niell, 1993).

Los macrófitos de las aguas salinas españolas han sido abordados en estudios por regiones (Comín *et al.*, 1983, Velayos *et al.*, 1989, Cirujano y Medina, 2002) o por grupos taxonómicos, como el catálogo referido a carófitos (Cirujano *et al.*, 2007), o la publicación sobre el género *Ruppia* (Cirujano y García Murillo, 1992) en la Península Ibérica. También pueden encontrarse publicaciones orientadas a la valoración de los ecosistemas a través de sus comunidades (Cirujano *et al.*, 1992; Lambert Servien,

2006). En este sentido, en los informes publicados por el Gobierno Vasco acerca del seguimiento de la calidad ecológica de los humedales interiores de dicha Comunidad Autónoma, se incluye a la laguna de Carralagroño, y se evalúan sus comunidades biológicas a lo largo de los ciclos hidrológicos 2002/03 a 2006/07 (Gobierno Vasco, 1994, 2004, 2005 y 2006 y Agencia Vasca del Agua, 2007). Concretamente acerca de la laguna de Carralagroño, se han publicado algunos datos relacionados con sus macrófitos, tanto en dichas publicaciones del Gobierno Vasco como en otras más especializadas (Comelles, 1986, Cirujano y Longás, 1988, Cirujano *et al.*, 2007).

La composición del zooplancton de los sistemas salinos temporales peninsulares se aborda en varias publicaciones (Montes y Martino, 1987, Comín y Alonso, 1988 y 1998). En relación a la laguna de Carralagroño, Velasco y col. (1999) aportan algunos datos en un estudio que versa sobre un conjunto de lagunas riojanas y del entorno.

En lo referente a la fauna bentónica, existen algunas publicaciones en las que se estudia parcialmente la fauna bentónica de los sistemas salinos temporales (Baltanás, 1990, Alonso, 1998). En Gobierno Vasco (1994) y en Velasco *et al.* (1999) se incluye información al respecto sobre la laguna de Carralagroño.

Con el presente capítulo se pretende describir la biota existente en la laguna de Carralagroño, detallar todos los grupos de los que está compuesta y aportar algunas pinceladas acerca de su biología y ecología, como un aspecto fundamental para entender el funcionamiento del ecosistema.

4.2. Metodología

El análisis de la comunidad biológica de la laguna de Carralagroño en este trabajo aborda, con distinto nivel de detalle, el estudio de las bacterias, el fitoplancton, el fitobentos, los macrófitos, el zooplancton, y el zoobentos. Su seguimiento se llevó a cabo desde octubre de 2001 hasta septiembre de 2007, en diferentes campañas de muestreo, con una periodicidad variable desde mensual hasta anual, y de manera cuantitativa o cualitativa, según el caso (tabla 4.1).

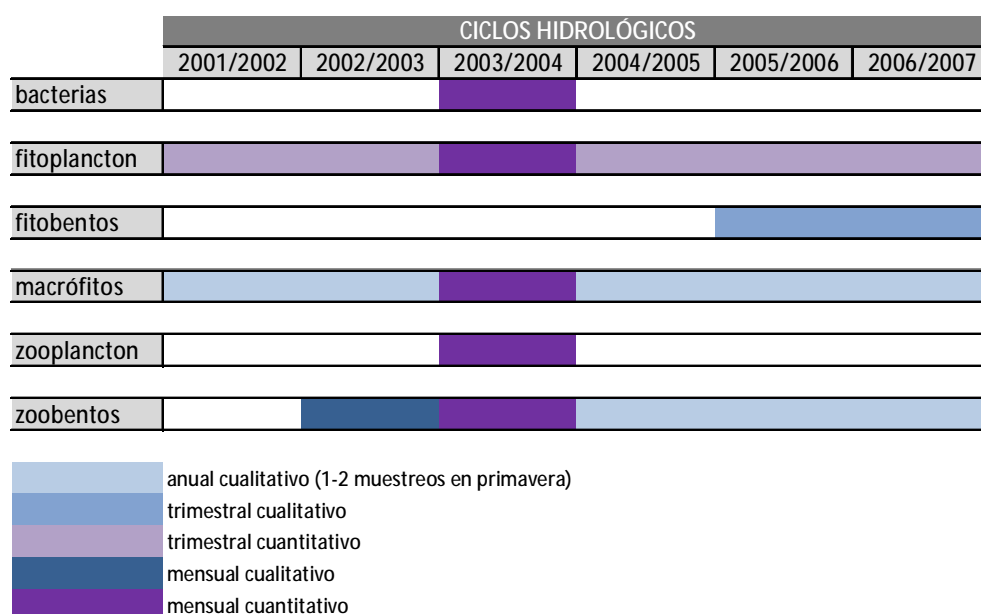


Tabla 4.1. Periodicidad y tipo de seguimiento de las comunidades biológicas.

Para cuantificar la abundancia de **bacterias** en las muestras de agua de Carralagroño (bacterioplancton) se empleó el método de tinción con el agente epifluorescete DAPI (Fry, 1988). El DAPI es un agente colorante específico de ADN y ampliamente empleado. Cuando se une al ADN y es excitado con luz de longitud de onda en torno a 365nm, fluoresce en un tono azul intenso, mientras que si está anclado a otras partículas, la fluorescencia tiene lugar en un tono amarillo pálido. Las bacterias se distinguen así del resto de la muestra, pero no sólo por el color, sino también por la forma.

Las muestras se tomaron directamente de la laguna en una botella de vidrio de 125ml. de agua y se fijaron con formol al 2%, conservándolas a 4°C hasta su procesamiento y

observación. En laboratorio se tiñeron con DAPI (1µg/ml) y se filtraron a través de filtros negros de 0,2 µm de polycarbonato (Millipore GTBP 25 mm Ø) con no más de 80 atm. de presión de vacío para evitar roturas en el filtro (Turley, 1993). Se filtraba previamente un volumen equivalente de agua destilada, para conseguir que las bacterias se distribuyeran homogéneamente en el filtro y, a la vez, evitar que se lisaran. Posteriormente, se lavaba el filtro dos veces con acetato de sodio 0,5 M y otras dos con agua destilada (Velasco, S., com. pers.). Para evitar una abundancia excesiva de bacterias en los filtros, que hiciera demasiado complejo el recuento, se realizaron diluciones seriadas de las muestras y se llevó a cabo el proceso completo de tinción y filtrado con estas diluciones. Tras el filtrado, el filtro se colocó entre un portaobjetos y un cubreobjetos, ambos esterilizados, evitando que se formaran burbujas de aire. Se añadió una gota de aceite de inmersión para microscopios de epifluorescencia. Finalmente, se guardaron los portaobjetos rotulados en el congelador (-18°C) y en oscuridad. Para un recuento adecuado de la muestra, se contaron en el microscopio de fluorescencia, haciendo incidir sobre las muestras luz ultravioleta, unos 40 campos visuales, a un aumento de 100X. Los campos fueron seleccionados al azar. La abundancia bacteriana en número de bacterias/ml, resultó de dividir la media de bacterias en cada campo (N) multiplicada por el área de filtrado (A) entre el volumen de la muestra filtrado (V) multiplicado por el área de cada campo (a) calculada con el micrómetro. Esto es:

$$\text{Nº de bacterias/ml} = (N * A * d) / (V * a)$$

Donde: d = inversa de la dilución empleada

V = volumen de submuestra llevada a dilución.

Para el estudio del fitoplancton, se obtuvieron en primer lugar valores de concentración de **clorofila a**, susceptibles de aportar información muy útil sobre la dinámica de la comunidad fitoplanctónica. Para ello, se realizaron filtrados de volúmenes variables de agua de la laguna, según su contenido sestónico y siempre evitando someter al filtro a situaciones de exceso de presión. Se emplearon filtros Whatman GF/F, que tras el filtrado se guardaron en oscuridad y congelados hasta su procesamiento. La extracción se llevó a cabo manteniendo la muestra durante 24h en frío (4°C) con acetona al 90% (Shoaf y Lium, 1976; Burnison, 1980). Las longitudes de onda y los coeficientes empleados para los cálculos fueron los propuestos en el método tricromático (Jeffrey & Humphrey, 1975). Las lecturas de las absorbancias a las diferentes longitudes de onda fueron llevadas a cabo mediante el uso de un espectrofotómetro (Odyssey DR/2500).

El análisis taxonómico y la descripción de la composición y estructura del **fitoplancton**, se llevaron a cabo a partir de muestras de agua de la laguna confinadas en botella de 125 ml de cristal topacio, utilizándose para su fijación una solución yodada de lugol al 1%.

Una vez en el laboratorio, se procedió a la sedimentación de las muestras (Lund *et al.*, 1958; Utermöhl, 1958; Hasle, 1978; Rott, 1981). Tras una agitación generosa, la muestra se vertía sobre una torreta de metacrilato que era colocada sobre una cubeta tipo Utermöhl. En una superficie horizontal, alejada de la luz y de cualquier fuente de calor, para evitar corrientes convectivas que pudieran resuspender las células, las muestras se dejaban en reposo durante, al menos, 3 horas por centímetro de altura de la torreta (Margalef, 1983). La altura de éstas y, en consecuencia, el volumen de muestra utilizado, era variable en función de la densidad algal, que previamente se estimaba a partir del análisis de los pigmentos, los materiales en suspensión y la cantidad de sal presente en la muestra. El volumen de muestra utilizada variaba entre 3 y 50 ml. Transcurrido el tiempo de sedimentación, las torretas eran desplazadas horizontalmente y la cubeta se tapaba con un cubreobjetos para su posterior análisis en el microscopio. Tras una exploración preliminar a bajo aumento (100x), se procedía al recuento e identificación al nivel taxonómico más bajo posible (generalmente especie) de todos los organismos fitoplanctónicos presentes en la muestra, utilizándose para ello claves específicas de los diferentes grupos encontrados (Anton y Duthie, 1981; Komárek y Fott, 1983; Kadlubowska, 1984; Santore, 1984; Klaveness, 1985; Starmach, 1985; Krammer y Lange-Bertalot, 1986; Krammer y Lange-Bertalot, 1988; Popovský y Pfiester, 1990; Krammer y Lange-Bertalot, 1991a; Krammer, y Lange-Bertalot, 1991b; Novarino y Lucas, 1993; Novarino y Lucas, 1995; Komárek y Anagnostidis, 1999; Prygiel y Coste, 2000; Kristiansen y Preisig, 2001; John *et al.*, 2002; Komárek y Anagnostidis, 2005; Environment Agency, 2007; Jørgen y Preisig, 2007). El aumento utilizado para los recuentos variaba en función de los diferentes tamaños celulares, siendo los 200x y 400x los más habitualmente utilizados. Los campos fueron seleccionados al azar por toda la cubeta, exceptuando aquellos que se encontraban adyacentes al borde de la misma. En cada muestra se contabilizaban un mínimo de 100 campos o de 1000 individuos, con lo que el error estimado para el recuento fue inferior al 6% (Lund *et al.*, 1958). Los recuentos fueron llevados a cabo mediante el uso de un microscopio óptico invertido marca OLYMPUS modelo IX50.

Las mismas cubetas de sedimentación utilizadas para el recuento celular fueron utilizadas para llevar a cabo las estimaciones de biovolumen. Éstas se llevaron a cabo para las especies identificadas durante el ciclo 2003/04. El volumen celular (μm^3) fue calculado sobre la base de mediciones de entre 30 y 100 individuos (entre 5 y 10 para los taxones poco abundantes) mediante el uso de un analizador de imagen (Leica) acoplado al microscopio. Para estimar el biovolumen, las especies fueron aproximadas a formas geométricas simples o combinadas (Rott, 1981).

El estudio del **fitobentos** se centró exclusivamente en la taxocenosis de las diatomeas, puesto que constituyen la clase mayoritaria de microalgas en el sedimento. Se analizaron cualitativamente con una periodicidad trimestral durante dos ciclos

hidrológicos consecutivos, entre octubre de 2005 y septiembre de 2007. Las muestras se recogieron mediante el raspado con un cepillo de dientes de la superficie de una piedra y su lavado y recogida posterior en un bote tipo duquesa de 60ml. Para el fijado se utilizó formol a una concentración final del 4%. Las muestras se procesaron en el laboratorio siguiendo el método de Prygiel y Coste (2000). La eliminación de materia orgánica se realizó con agua oxigenada (40%), y después se añadió ácido clorhídrico (10%) para eliminar el carbonato cálcico que pudiera precipitar y dificultar el estudio de los frústulos. Se realizaron cuatro ciclos de lavado, centrifugado y agitado de las muestras. Las preparaciones permanentes se elaboraron empleando Naphrax (índice de refracción: 1,74). Posteriormente se realizó la identificación de los organismos utilizando para ello un microscopio invertido con contraste de fases. Para la identificación de las especies y la definición de hábitats planctónicos y bentónicos se utilizaron las siguientes referencias bibliográficas: Krammer y Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991a, 1991b); Lange-Bertalot, 2001 y Krammer, 2002.

El estudio de la composición de los **macrófitos sumergidos** de la laguna de Carralagroño se realizó anualmente, durante el período de floración, desde el ciclo 2001/2002 hasta el 2006/2007. Para ello se efectuaron recorridos por toda la cubeta lagunar que permitieron identificar (Cirujano y Medina, 2002, Cirujano *et al.*, 2007) a las especies de helófitos y de plantas acuáticas presentes en cada ciclo hidrológico. Además, se llevó a cabo una estima de la biomasa macrofítica durante el ciclo hidrológico 2003/2004, a través de muestreos cuantitativos. Se recogieron mensualmente 8 réplicas de segado de los macrófitos presentes en una superficie de 0,04m² seleccionada al azar y se conservaron congelados hasta su procesamiento en el laboratorio. Una vez allí, se lavaron las muestras para eliminar posibles restos de sedimento, algas u otros organismos, y se procedió a su secado en la estufa durante 24h a 105°C para obtener medidas de peso seco.

La toma de muestras de **zooplancton** tuvo lugar con una periodicidad mensual durante el ciclo 2003/2004. Aunque el término zooplancton se refiere también a organismos protistas, que en este caso no han sido incluidos en el estudio, se utilizará a lo largo de este capítulo y de los siguientes para hablar de la comunidad de metazoos que viven suspendidos en la columna de agua de la laguna. La metodología seguida en el campo consistió en el filtrado de agua de la laguna a través de una manga manual de zooplancton de 50µm de luz de malla. Se filtraron entre 10 y 20 litros en función de la abundancia de organismos que se percibiera a priori en cada momento. Las muestras se conservaron en botes de polipropileno de 60ml fijadas con formol al 4% hasta su observación en el laboratorio. Para su examen posterior, se eliminó el formol mediante lavado en tamiz de 50µm, y posteriormente se diluyeron las muestras a un volumen de entre 100 y 240 ml. Se tomaron entre 4 y 8 ml de la muestra homogeneizada y se pusieron a sedimentar en una placa siguiendo el método de sedimentación en columna

(Utermöhl, 1958). Tras esperar un tiempo mínimo de una hora por centímetro de columna, se procedió a la observación de la muestra. Tras una primera observación en el microscopio, en algunos casos hubo que repetir la sedimentación empleando un volumen diferente de muestra en función de la mayor o menor abundancia de organismos. Una vez sedimentado el volumen adecuado, se realizó una identificación cuantitativa de los organismos presentes en la muestra (Dussart, 1967, Pontin, 1978, Stella, 1982 y 1984, Margaritora, 1985, Alonso, 1996, de Manuel, 2000), extrapolarlo posteriormente el número de individuos al volumen real de agua de la laguna filtrada.

Para el análisis de la comunidad **zoobentónica** se llevaron a cabo mensualmente dos tipos de muestreos, cualitativos y cuantitativos. Los muestreos cualitativos se realizaron siguiendo el método “Kick Sampling” (Abel, 1989) o de “pateo y manguero”. Se utilizó una red de mano de mango largo con una malla de 200 μ m de tamaño de poro y una boca de un área aproximada de 0,1m². El método consiste en introducir la red de mano en los diferentes hábitats de la laguna, mientras, por delante de la red, el operador procede a remover y golpear el sustrato dinámicamente con los pies. De esta forma, se intentaron cubrir todos los mesohábitats existentes dentro de la zona litoral y el interior de la cubeta. Las muestras se introdujeron en recipientes herméticos de polipropileno de 500ml y se fijaron con formol al 4%. Así se guardaron hasta su posterior procesado. Los muestreos cuantitativos consistieron en la recogida de porciones cilíndricas de 57mm de radio basal, 25,5cm² de superficie, de sedimento superficial de la laguna. En cada muestreo se tomaron 8 réplicas en puntos escogidos al azar. Las muestras se fijaron con formol al 4% y se conservaron en duquesas de 125ml.

En el laboratorio, tras el lavado del formol, se realizó la separación de los organismos acuáticos atrapados entre el material restante: materia orgánica, hojarasca o arena. A continuación se realizó la identificación taxonómica de los individuos presentes en las muestras y su separación por familias o categorías subfamiliares en la mayoría de los casos. Para la clasificación taxonómica se utilizó una lupa binocular estereoscópica (Leica S6E) y claves de identificación generales de macroinvertebrados acuáticos (Merritt y Cumings, 1988, Thorp y Covich, 1991, Tachet *et al.*, 2002).

Para una mejor interpretación de los resultados, se llevaron a cabo pruebas de correlación de Pearson entre la abundancia de bacterias y las variables fisicoquímicas, así como entre la abundancia, diversidad y biovolumen de las diferentes clases de fitoplancton y dichas variables fisicoquímicas. Para valorar la relación entre la concentración de clorofila *a* y las diferentes variables fisicoquímicas se recurrió igualmente a un test de correlación de Pearson, así como a un análisis de componentes principales. También se realizó un test de la varianza univariante para evaluar el efecto

de la presencia de *bloom* de *Cladophora fracta*, la presencia de macrófitos, la transparencia (disco de Secchi) o la estación sobre la densidad de bacterias.

4.3. Resultados

4.3.1. Bacterioplancton

El análisis de la abundancia de bacterioplancton muestra que las mayores densidades se dieron en las campañas iniciales del ciclo hidrológico, las correspondientes al otoño (figura 4.1). Durante el resto del ciclo hidrológico, los recuentos de bacterias dieron como resultado valores de abundancia mucho menores, sobre todo durante el invierno y a comienzos de la primavera.

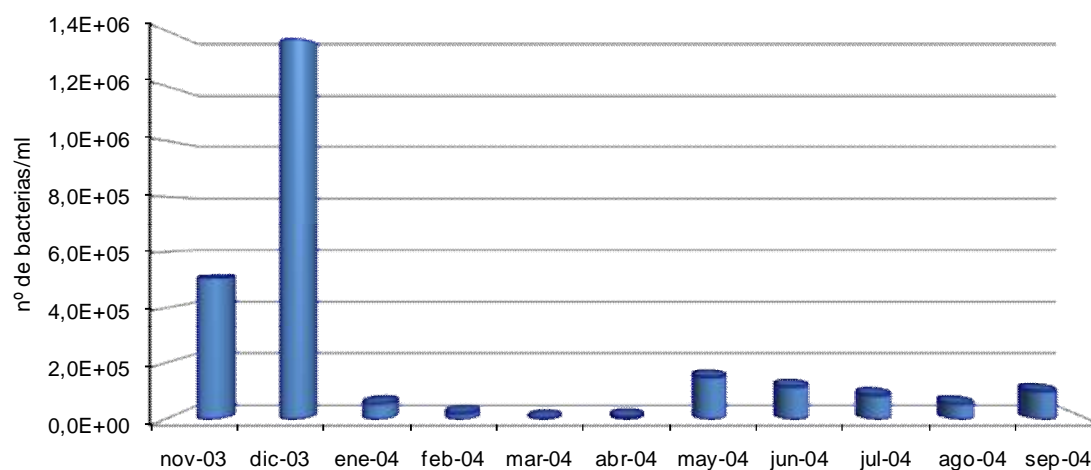


Figura 4.1. Variación de la abundancia de bacterias en la laguna de Carralagroño a lo largo del ciclo hidrológico 2003/2004.

Tabla 4.2. Resultados del test de correlación de Pearson entre las variables fisicoquímicas y la abundancia de bacterias en la laguna de Carralagroño durante el ciclo 2003-2004. Se han sombreado en azul las correlaciones significativas ($p < 0,01$ y $p < 0,05$) o próximas a la significación.

		Z _m	T ^a	OD _{mg/l}	OD _%	CE	pH	Alc-t	PRS	Pt	NO ₂	NO ₃	NH ₄	Ni	No	Nt	N/P	Si _{IRS}
bacterias	r Pearson	-,386	-,446	,486	-,143	,040	-,567	,835^{***}	,184	,654[*]	-,258	-,294	-,119	-,291	,593	,304	-,579	-,204
	p	,241	,169	,130	,674	,907	,069	,001	,588	,029	,443	,380	,744	,386	,071	,392	,079	,548
	N	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	10	11	10	10	10	11

Las pruebas estadísticas realizadas pusieron de manifiesto la relación directa y significativa existente entre la abundancia de bacterias y las variables alcalinidad total ($p<0,01$) y concentración de fósforo total ($p<0,05$) (tabla 4.2). También cabe destacar la relación inversa encontrada entre la variable abundancia de bacterias y el valor de pH, aunque no llega a ser significativa ($p>0,05$). Respecto al análisis de la varianza univariante, la densidad de bacterias presenta diferencias significativas relacionadas con los niveles de los factores “estación” y “disco de Secchi”, siendo más alta en otoño que para el resto de las estaciones, y también más alta en condiciones de transparencia reducida por la turbidez que en aguas claras (tabla 4.3).

Tabla 4.3. Resultados del análisis de la varianza univariante realizado para la variable dependiente densidad de bacterias y los factores *Cladophora fracta*, macrófitos, estación y disco de Secchi (DS) en la laguna de Carralagroño durante el ciclo 2003-2004.

Análisis de la Varianza	
Variable dependiente: bacterias	
factor	p
Cladophora fracta (P/A)	,305
Macrófitos (P/A)	,175
Estación (P/V/O/I)	,013
DS (NF/F)	,000

4.3.2. Fitoplancton

La concentración de clorofila *a* en la laguna de Carralagroño entre 2001 y 2007 osciló entre 0,2 y 139,5µg/l, siendo el valor medio de 9,2µg/l. Los valores más elevados se registraron en los meses más fríos (otoño e invierno) (figura 4.2). La concentración de clorofila *a* (empleando la variable transformada logclo) fue significativamente mayor en otoño que en primavera y verano ($p>0,01$) (figura 4.3), observándose diferencias en la misma línea si el factor discriminante empleado en el análisis de la varianza era el mes de muestreo. La concentración de clorofila *a* se correlacionó negativamente ($p<0,05$) con la profundidad máxima (Z), con la temperatura (T^a), con el pH y con el oxígeno, y positivamente con la alcalinidad total (Alc-t) ($p<0,01$) (tabla 4.4).

Los dos primeros ejes que resultaron del análisis de componentes principales realizado para los datos fisicoquímicos y de concentración de clorofila *a* de Carralagroño de 2001 a 2007, absorbieron un 38,8% y un 27,3% de la varianza de los datos, respectivamente

(figura 4.4). Esto significa que, en total, la ordenación en el espacio bidimensional de las variables fisicoquímicas más la clorofila *a* consiguió explicar un 66,1% de la variabilidad.

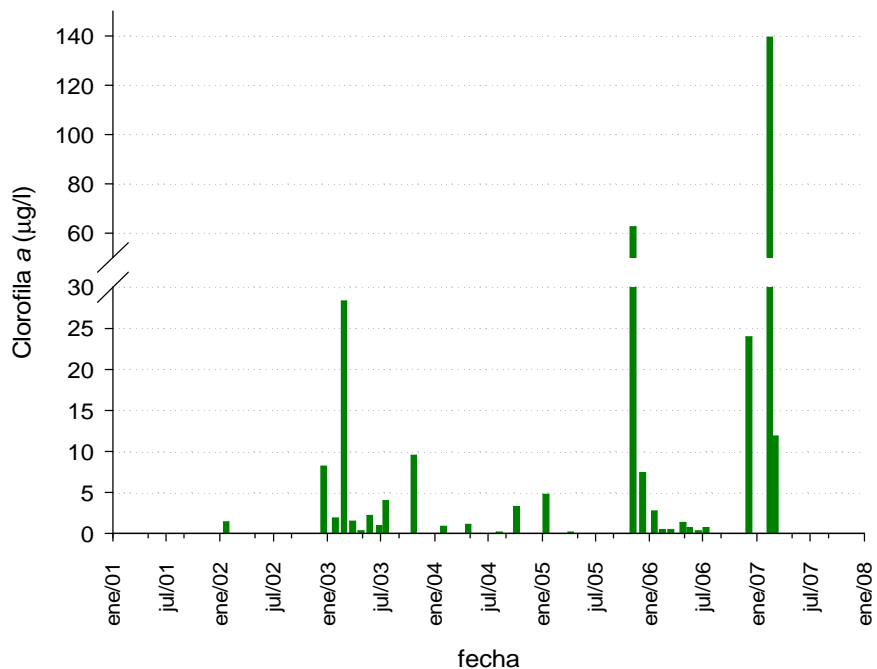


Figura 4.2. Variación de los valores de concentración de clorofila *a* en la laguna de Carralagroño entre 2001 y 2007.

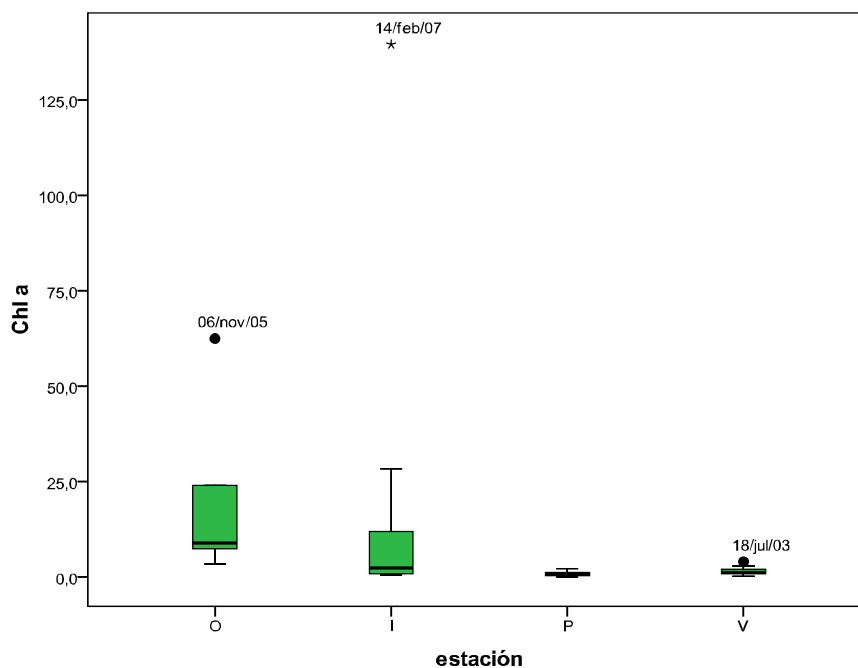


Figura 4.3. Diferencias estacionales registradas en el valor de concentración de clorofila *a* en la laguna de Carralagroño en el período entre 2001 y 2007.

Tabla 4.4. Resultados significativos del análisis de correlación de Pearson entre las variables fisicoquímicas medidas entre octubre de 2001 y septiembre de 2007 en Carralagroño y la clorofila *a* (rPearson y p). Se omitieron los valores de r y de p de las correlaciones que no fueron significativas, y se sombrearon en azul claro las correlaciones en las que $p < 0,05$ y en azul más oscuro las correlaciones en las que $p < 0,01$.

	Z	T ^a	OD(mg/l)	OD(%)	pH	Alc-t
rPearson	-,427*	-,403*	-,371*	-,492**	-,428*	,515**
logclo p	,013	,020	,034	,004	,013	,003
N	34	34	34	34	34	33

Se observa un primer eje que se podría relacionar con la abundancia de nutrientes, en el que se colocarían a un lado los nutrientes y al otro lado la concentración de oxígeno y la profundidad (figura 4.4 y tabla 4.5). El segundo eje tendría que ver con la producción primaria. En un extremo del mismo se situarían la clorofila *a*, asociada a la biomasa de fitoplancton, la alcalinidad y el fósforo total, y en el extremo opuesto se ubicarían el oxígeno, el pH y la temperatura, asociados en este caso a la producción primaria no fitoplanctónica.

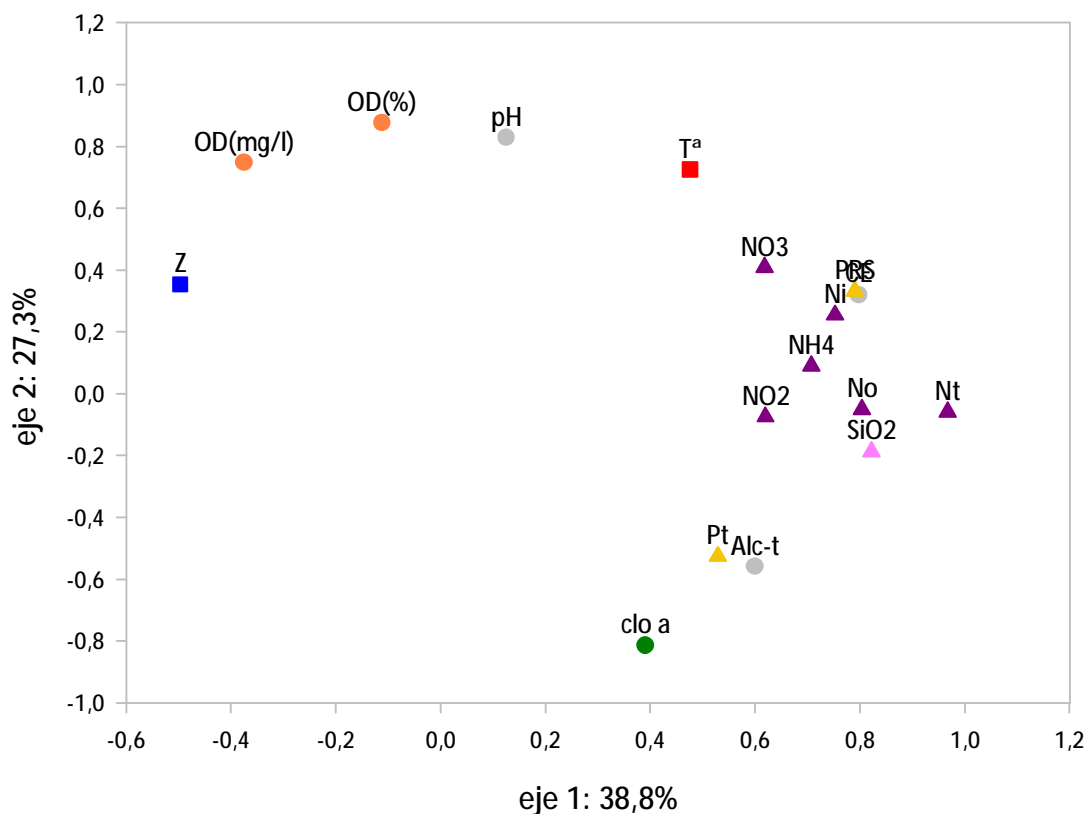


Figura 4.4. Análisis de componentes principales realizado para las variables fisicoquímicas medidas en la laguna de Carralagroño entre octubre de 2001 y septiembre de 2007.

Tabla 4.5. Valores de correlación de cada una de las variables con los tres primeros componentes obtenidos del ACP. Se colorean en azul y en amarillo las variables con valores más altos y más bajos, que sirvieron de referencia para definir el significado de cada uno de los ejes.

	Componente		
	1-38,8%	2-27,3%	3-10,2%
Z	-,497	,354	,633
T ^a	,476	,725	-,420
OD(mg/l)	-,375	,748	,262
OD(%)	-,112	,876	-,114
CE	,798	,320	-,345
pH	,125	,829	-,303
Alc-t	,600	-,559	,077
P _{RS}	,790	,333	-,087
Pt	,529	-,525	-,182
Ni	,753	,255	,467
Nt	,967	-,059	-,056
NO ₂	,620	-,074	,527
NO ₃	,618	,409	,550
NH ₄	,707	,090	,117
No	,804	-,050	-,179
SiO ₂	,822	-,187	-,031
clo a	,391	-,814	,180

Durante el período de estudio, la comunidad fitoplanctónica de la laguna de Carralagroño estuvo formada, mayoritariamente, por algas pertenecientes a dos clases, que se alternaron en la dominancia de la comunidad algal, *Chlorophyceae* (Clorofíceas) y *Bacillariophyceae* (Diatomeas). Ambos grupos representaron, por término medio en los seis ciclos hidrológicos, un 43,5% y un 24,5% del total, respectivamente, en número de células por unidad de volumen (figura 4.5). La abundancia de *Chlorophyceae* osciló entre un 0,2% en el primer ciclo hidrológico y un 78,8% en el ciclo 2002/03 (tabla 4.6), mientras que la de *Bacillariophyceae* fue mayoritaria sólo en el primer ciclo, con un 99,8%, y su valor mínimo (3,0%) se registró en el ciclo 2003/04. La elevada abundancia media de *Bacillariophyceae* se debe, principalmente, al valor alcanzado en el primer ciclo estudiado, de modo que, excluyendo ese dato de los cálculos, el valor medio para el resto de los ciclos descendió hasta un 9,4%, por debajo del obtenido para *Chrysophyceae* (15,3%). Los resultados detallados de composición y abundancia de la comunidad se presentan en el ANEXO 2.

Las especies de la clase *Chlorophyceae* dominaron (presentaron el porcentaje más alto de abundancia media) en cuatro (2002/03, 2003/04, 2005/06 y 2006/07) de los seis ciclos estudiados, representando de media el 79%, el 36%, el 59% y el 66% de la abundancia de células de la comunidad, respectivamente (tabla 4.6 y figura 4.6). Las

mayores tasas mensuales de crecimiento de esta clase respecto al total de fitoplancton se alcanzaron en verano de 2002/03 (86% en julio de 2003) y en otoño de 2006/07 (81% en diciembre de 2006). Aunque también pertenecen a esta clase, más concretamente a la especie *Cladophora fracta*, las floraciones o *blooms* algales detectadas en la laguna no se contabilizaron como parte del fitoplancton, al constituir formaciones filamentosas, que no se capturan adecuadamente en la toma de una muestra para análisis fitoplanctónico. Sin embargo, es de destacar que ocuparon una superficie igual o superior al 75% de la total de la cubeta, durante al menos el 30% del período de inundación, en todos los ciclos hidrológicos del período de estudio.

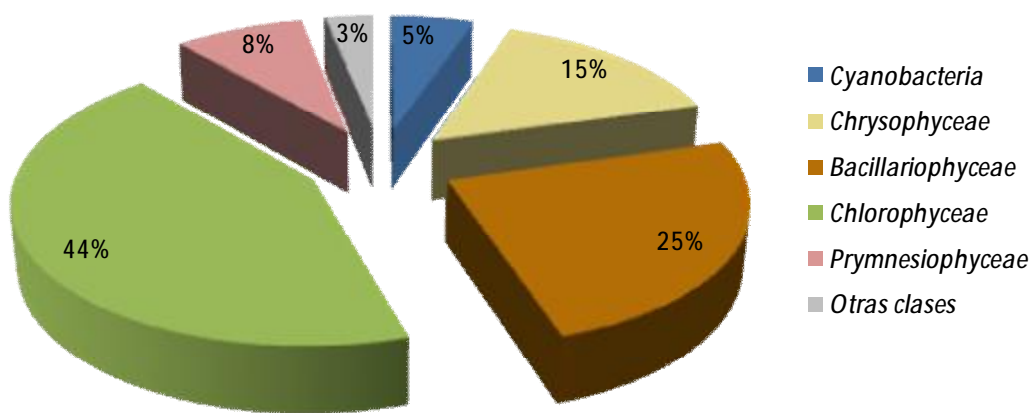


Figura 4.5. Porcentaje de la abundancia (nº de células/ml) que aporta en promedio cada clase al conjunto de la comunidad fitoplanctónica a lo largo de los seis ciclos hidrológicos estudiados. En la categoría “Otras clases” se incluyen los grupos *Dinophyceae*, *Cryptophyceae* y *Zignematopyceae*.

Tabla 4.6. Valores de porcentaje medio de abundancia (nº de células/ml) de cada una de las clases en los diferentes ciclos hidrológicos. Se subraya con azul oscuro el porcentaje de abundancia de la clase dominante por término medio en cada ciclo hidrológico, con azul claro el de la segunda en abundancia, y con azul muy claro el de la tercera.

	2001/02	2002/03	2003/04	2004/05	2005/06	2006/07	MEDIA
<i>Cyanobacteria</i>	0,0	2,5	<u>23,1</u>	6,1	0,0	0,0	5,3
<i>Chrysophyceae</i>	0,0	0,9	12,0	<u>63,3</u>	2,6	13,2	15,3
<i>Bacillariophyceae</i>	<u>99,8</u>	<u>17,2</u>	3,0	7,7	11,7	7,4	<u>24,5</u>
<i>Chlorophyceae</i>	<u>0,2</u>	<u>78,8</u>	<u>35,7</u>	<u>21,6</u>	<u>58,8</u>	<u>65,7</u>	<u>43,5</u>
<i>Prymnesiophyceae</i>	0,0	0,0	23,0	0,0	<u>26,7</u>	0,0	8,3
Otras clases	0,0	0,6	3,3	1,3	0,1	<u>13,7</u>	3,2

En el ciclo 2001/02, con el único dato de enero de 2002, la comunidad estaba formada prácticamente en su totalidad por *Bacillariophyceae* (99,8%) y en el 2004/05 la clase dominante fue *Chrysophyceae*, que, de media, ocupó el tercer lugar en orden de importancia, con un 15% de la abundancia, muy variable según los ciclos y las estaciones. El máximo de abundancia y de riqueza de especies de esta clase se produjo en enero (8016cel/ml y seis especies). En febrero de 2007, aunque tanto la abundancia (4100cel/ml) como la riqueza (una sola especie) observadas fueron menores, representaron un porcentaje mucho más elevado de la abundancia total de la población fitoplanctónica presente (97,6% respecto al 69,3% de enero de 2005).

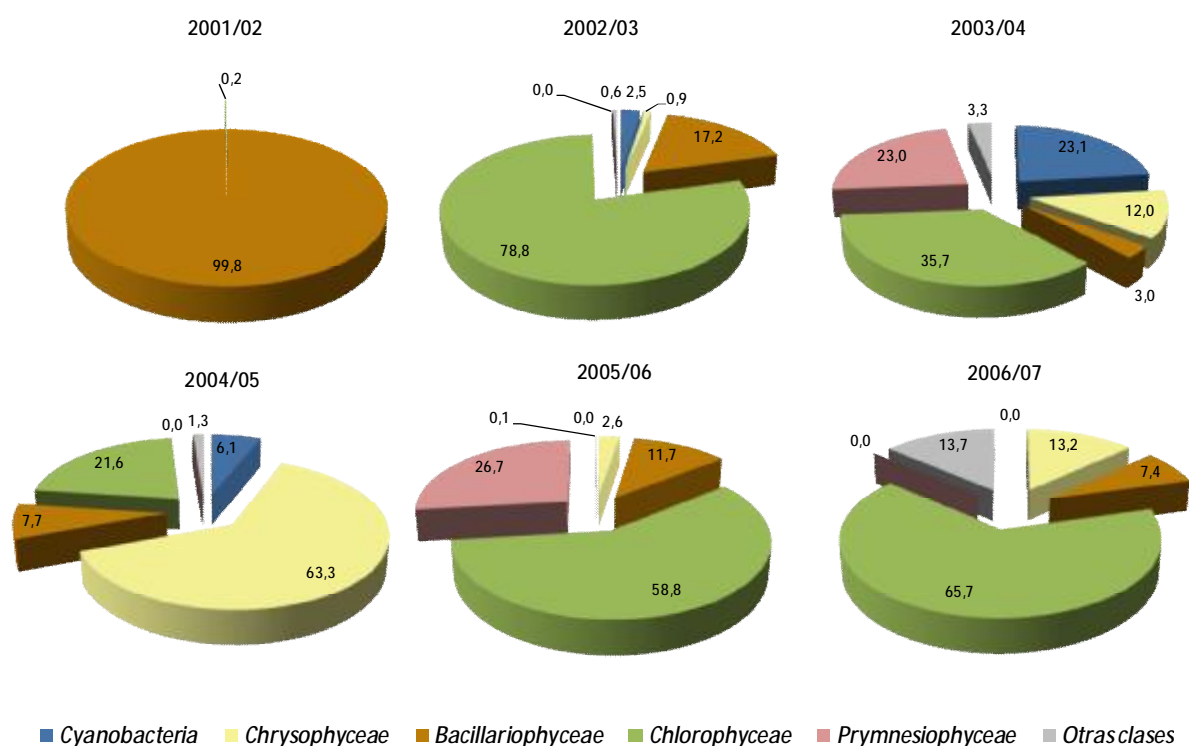


Figura 4.6. Evolución interanual del porcentaje medio que supone en cada ciclo hidrológico cada clase respecto al total de abundancia de células de la comunidad fitoplanctónica.

Por detrás de estos tres grupos, aunque adquiriendo cierta importancia en algunos momentos, se situaron las algas del grupo *Cyanobacteria*, así como otras clases que aparecieron sólo en dos de los seis ciclos hidrológicos estudiados (*Prymnesiophyceae*, *Dinophyceae*, *Cryptophyceae* y *Zignematophyceae*) (tabla 4.6 y figura 4.6). El desarrollo de la clase *Cyanobacteria* fue, en general, muy limitado. Su mayor tasa de crecimiento se alcanzó en septiembre de 2004, con una abundancia de 18866cel/ml, que representó el 37,4% de la abundancia de células total en dicha campaña. En octubre de 2004, con una abundancia mucho menor (336cel/ml), representaron el 35,4% del total. La clase

Prymnesiophyceae únicamente apareció en dos ocasiones en todo el período de estudio, en ambos casos en verano, aunque con valores de abundancia muy elevados (11100cel/ml de promedio). *Dinophyceae* y *Zygnematophyceae* fueron grupos de aparición esporádica y en general de escasa abundancia en la laguna, con valores máximos de 4365cel/ml en diciembre de 2006 para *Dinophyceae* y de 13cel/ml en febrero de 2004 para *Zygnematophyceae*.

La variación estacional de la abundancia fitoplanctónica total fue muy marcada, observándose una media global de los seis ciclos de 5422cel/ml. Los valores máximos estacionales de cada ciclo se dieron mayoritariamente en invierno y verano, siendo su media 14101cel/ml, y los valores mínimos, cuyo promedio fue de 880cel/ml, en primavera. Los resultados de concentración de clorofila *a* también respondieron a este patrón general, siendo máximos principalmente en invierno y mínimos en primavera. Exceptuando las concentraciones de clorofila *a* observadas en el ciclo 2006/07, se puede afirmar que entre 2001 y 2006, la laguna de Carralagroño presentó valores de este pigmento propios de sistemas de mesotróficos (media de las medias anuales=4,8µg/l) a eutróficos (media de las máximas anuales=24,5µg/l) según la OCDE (1982). La distribución de la concentración de clorofila *a* durante el ciclo 2006/07 mostró valores más elevados, indicadores de un ecosistema de carácter de eutrófico a hipereutrófico (media de 20,2 µg/l). El valor mínimo de dicho ciclo se produjo en abril y mayo (0,2 µg/l), mientras la máxima concentración se registró en febrero de 2007 (139,5 µg/l).

Estacionalmente, pueden destacarse varios resultados importantes (figura 4.7). En primer lugar, la única estación en la que la clase *Chlorophyceae* no ocupó, como promedio, el primer lugar en cuanto a abundancia de células, fue el invierno. *Chrysophyceae* fueron las algas mayoritarias por término medio en esa estación, seguidas de *Bacillariophyceae*, que también superaron en este caso a *Chlorophyceae*. En primavera fue cuando la suma de las abundancias similares de *Chlorophyceae* y *Bacillariophyceae* alcanzó un mayor porcentaje, constituyendo un 88% del total. En verano, de nuevo la clase *Chrysophyceae* adquirió una gran importancia, situándose en el tercer puesto en abundancia, por delante de las diatomeas. Cabe destacar la clase *Prymnesiophyceae*, que estuvo presente únicamente en dos campañas de muestreo de verano de dos ciclos hidrológicos diferentes, pero que presentó, en ambos, valores tan elevados de abundancia, que le llevaron a un porcentaje medio del 17% en dicha estación. Las abundancias mayores de *Cyanobacteria* se dieron en otoño, y se observó que su grado de importancia dentro de la comunidad fue variable a lo largo del ciclo hidrológico, siendo mínimo en invierno (2%) y primavera (4%) y algo mayor en otoño (12%) y verano (10%). El resto de las clases sólo adquirieron abundancias destacables como conjunto en otoño, estación en la que se vio incrementada la abundancia de la clase *Dinophyceae*.

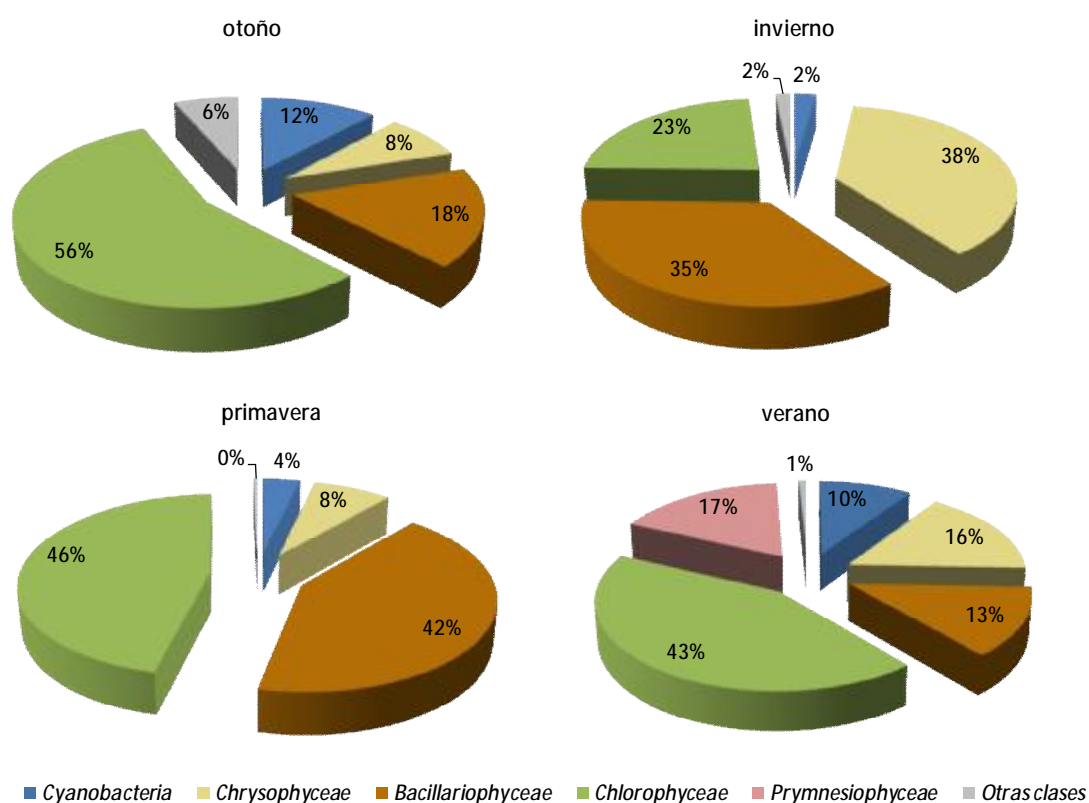


Figura 4.7. Porcentaje de la abundancia (nº de células/ml) que aporta en promedio cada clase al conjunto de la comunidad fitoplanctónica por estaciones a lo largo de los seis ciclos hidrológicos estudiados. En la categoría “Otras clases” se incluyen los grupos *Dinophyceae*, *Cryptophyceae* y *Zignematopyceae*.

Al comparar la abundancia de los diferentes grupos con el biovolumen de los mismos a lo largo del período en el que se estudiaron ambas variables (el ciclo hidrológico 2003/04), se obtuvieron algunos resultados bastante esclarecedores respecto a las características del fitoplancton de Carralagroño (figuras 4.8 y 4.9). Las especies identificadas en la laguna presentan diferentes biovolúmenes, y las clases a las que pertenecen tienen también distintos biovolúmenes medios. Esto tuvo como consecuencia que, en ocasiones, lo que un determinado grupo supuso en abundancia respecto al total, fuera diferente a lo que representó en cuanto al biovolumen. En este sentido, los grupos con un biovolumen próximo a la media de los medidos para las especies de los otros grupos que coexistieron con ellos, aportaron aproximadamente lo mismo, tanto medido en abundancia como medido en biovolumen, al total de fitoplancton presente en un momento determinado. En esta línea, cabe señalar que cuando las diatomeas fueron la clase dominante en abundancia, cosa que ocurrió en 4 de los 10 muestreos, también lo fueron en biovolumen. Esto se apreció sobre todo en noviembre y diciembre de 2003, momentos en los que dicha clase supuso más de un 98%, tanto del biovolumen como de la abundancia total, pero también el 6 de marzo

(abundancia: 55% y biovolumen: 69%) y el 24 de abril (abundancia: 62% y biovolumen: 88%). El tamaño medio ($333\mu\text{m}^3$) de las especies de *Bacillariophyceae* presentes en dichas fechas en que dicho grupo fue mayoritario (*Cocconeis placentula*, *Navicula veneta* y *Nitzschia compressa* var. *compressa*), fue ligeramente mayor que el de las especies de los grupos con los que principalmente coexistieron (*Chlorophyceae*: $189\mu\text{m}^3$ y *Chrysophyceae*: $285\mu\text{m}^3$). Con las algas de la clase *Chrysophyceae* sucedió algo similar. Cuando fueron dominantes en lo que a abundancia se refiere (93% en junio de 2004), también fueron la clase que más representó respecto al biovolumen (69%). Sin embargo, la relación entre su aportación a la abundancia y al biovolumen depende de la diferencia entre el tamaño de sus especies y el de las especies de otros grupos con las que coincide en la laguna. En este caso, la especie presente fue *Chromulina* cf. *ettlii* ($78\mu\text{m}^3$ de biovolumen), que coexistía con especies de la clase *Bacillariophyceae* bastante más grandes (como *Cocconeis placentula*, con un biovolumen de $717\mu\text{m}^3$), y en otras fechas, las diferencias de tamaño con las especies de otros grupos fueron incluso mayores. Hay grupos, como *Chlorophyceae*, que estuvieron representados en la laguna por especies de tamaño muy variable, por lo que la relación entre su abundancia y su biovolumen varió a lo largo del ciclo hidrológico, en función de las especies que estuvieron presentes. En general, la aportación al total en número de células fue mayor que la aportación en biovolumen, es decir, fueron especies de biovolumen pequeño (*Chlamydomonas* sp.: $139\mu\text{m}^3$, *Binuclearia tectorum*: $168\mu\text{m}^3$ y *Dunaliella* sp.: $33\mu\text{m}^3$) comparadas con las de los grupos con los que coexistieron, pero hubo excepciones, como el mes de septiembre de 2004, en que la especie presente de este grupo fue *Tetraselmis* sp., la mayor de las identificadas en este ciclo en Carralagroño, con un biovolumen de $415\mu\text{m}^3$.

Los grupos para los que las diferencias entre abundancia y biovolumen fueron más acusadas fueron *Dinophyceae*, *Zygnematophyceae* y *Cyanobacteria*. Los dos primeros estuvieron representados por especies con biovolúmenes celulares muy grandes. Por ello, aunque supusieron siempre abundancias menores del 6% respecto al total de fitoplancton, tuvieron mucho más peso en cuanto al biovolumen total. Esto se hizo muy evidente en los resultados de *Dinophyceae* del mes de octubre de 2003 (la especie presente fue *Gymnodinium wawriake*, con un biovolumen de $4066\mu\text{m}^3$) y en los de *Zygnematophyceae* de febrero de 2004 (la especie presente fue *Spirogyra* sp., con un biovolumen de $8040\mu\text{m}^3$). El caso de *Cyanobacteria* fue exactamente el opuesto. Si bien en abundancia llegaron a suponer el 39% del total en septiembre de 2004, su biovolumen no representó nunca más del 2%. Esto se debe a que el biovolumen de la especie de este grupo presente en este caso (*Anabaena* cf. *variabilis*), fue de $8,9\mu\text{m}^3$.

Globalmente, los grupos que más aportaron al biovolumen total durante el ciclo 2003/04 fueron *Chlorophyceae* y *Chrysophyceae*. El biovolumen de ambos grupos, no estando representados por especies grandes, se correlaciona significativamente con el

biovolumen total porque presentan abundancias importantes (tabla 4.7). De hecho, sus abundancias también se correlacionan significativa y positivamente con el biovolumen total. Otros grupos cuyas especies son de menor tamaño, fueron importantes de cara a la abundancia (nºcel/ml), pero no de cara al biovolumen. Es el caso de *Prymnesiophyceae* en Carralagroño, cuya abundancia se correlaciona significativamente con la abundancia total en el ciclo 2003/04, pero su biovolumen no lo hace con el biovolumen total.

En la figura 4.10 se representan los valores de abundancia frente a los de biovolumen. Se observa que hay valores que se sitúan bastante alejados de la recta. Éstos corresponden a grupos que presentaron, en determinados momentos del ciclo hidrológico, o bien biovolúmenes muy elevados en relación con su abundancia, o bien abundancias muy elevadas en relación con su biovolumen. En ambas situaciones, se trata de grupos que representan una proporción importante del fitoplancton en un momento determinado, o bien en abundancia (*Prymnesiophyceae* y *Cyanobacteria*), o bien en biovolumen (*Dinophyceae*), o bien en ambos (*Chlorophyceae* y *Chrysophyceae*). En un extremo de esta situación estaría la clase *Dinophyceae* en el mes de octubre de 2003, con un biovolumen total de 5,36mm³/l y una abundancia de 1319cel/ml. En el otro, la clase *Cyanobacteria* del mes de septiembre de 2004, con un biovolumen total de 0,17mm³/l y una abundancia de 18686cel/ml. Las observaciones que más se alejaron de la recta correspondieron a los meses de octubre de 2003 y septiembre de 2004, al principio y al final del ciclo hidrológico, que fueron los meses en los que se observaron los valores más elevados de biovolumen y de abundancia totales, significativamente mayores que los del resto del ciclo hidrológico (figuras 4.11 y 4.12). Dichas variables, abundancia total y biovolumen total, mostraron una correlación significativa y positiva en el ciclo hidrológico 2003/04 (tabla 4.7). Además, se observó una correlación directa de ambas variables con la conductividad eléctrica e inversa con la profundidad, en el caso del biovolumen para el ciclo 2003/04 (tabla 4.7) y en el caso de la abundancia tanto para dicho ciclo como para el período 2001-2007 (tabla 4.8). Respecto al oxígeno, su correlación negativa con ambas variables se quedó cerca de ser significativa en el ciclo 2003/04.

La abundancia total de fitoplancton durante el período completo de estudio (2001/07) se correlacionó positiva y significativamente con la concentración de clorofila *a* y con las clases más abundantes (*Chlorophyceae*, *Chrysophyceae*, *Bacillariophyceae* y *Cyanobacteria*), y la diversidad total con las tres primeras (tabla 4.8).

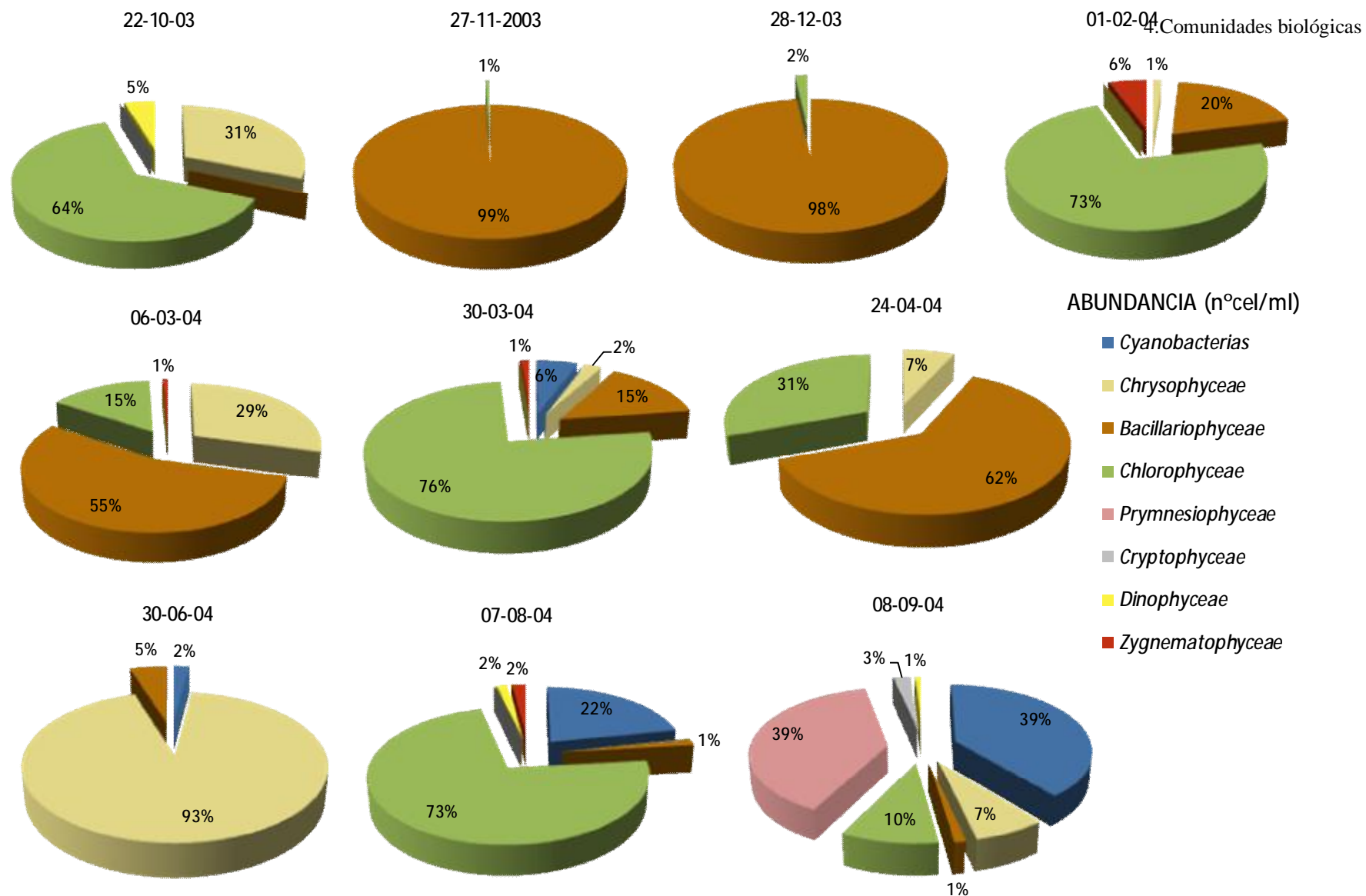


Figura 4.8. Porcentaje que cada clase de fitoplancton representó respecto a la abundancia total en cada momento del ciclo hidrológico 2003/04.

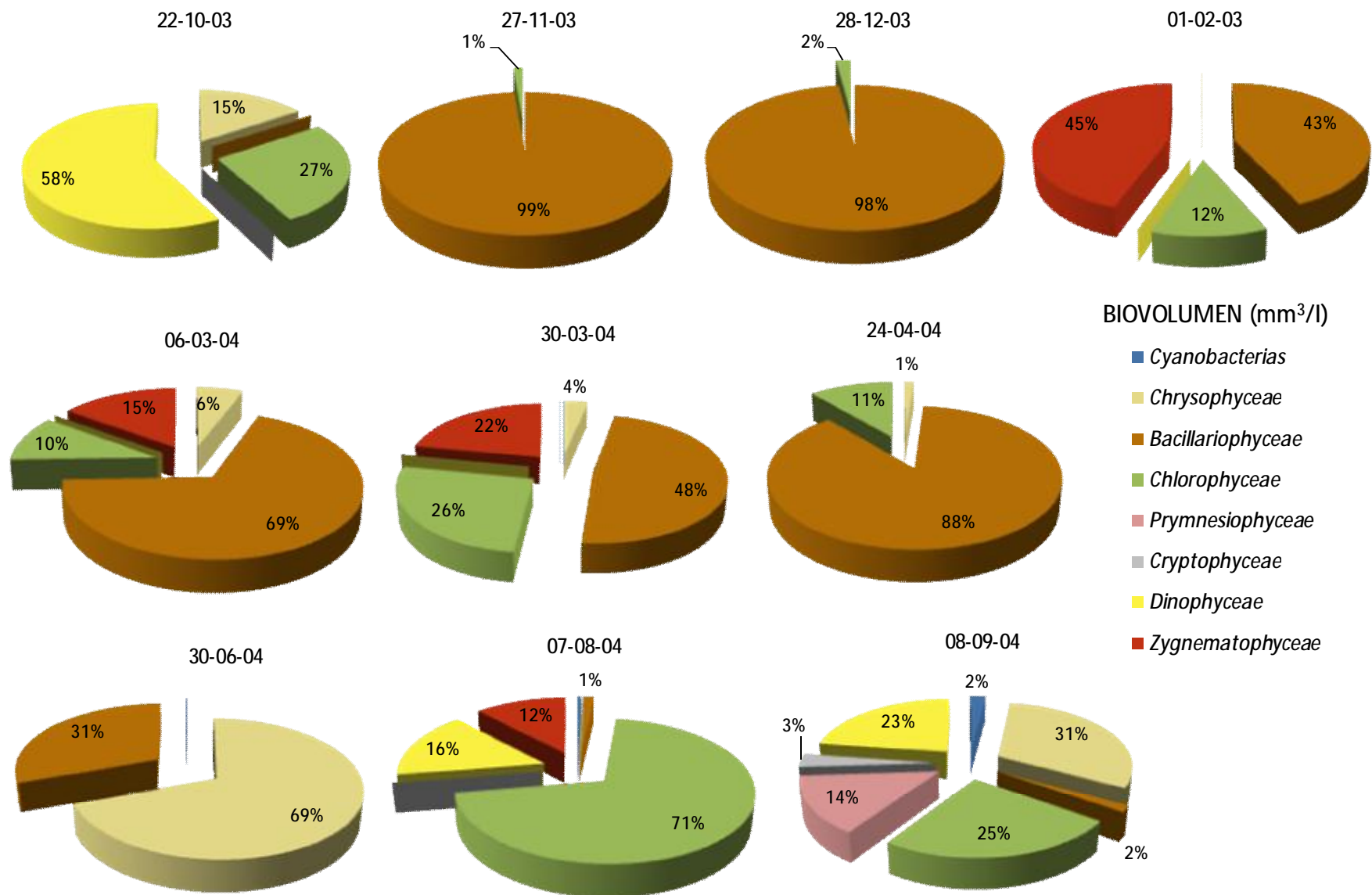


Figura 4.9. Porcentaje que cada clase de fitoplancton representó respecto al biovolumen total en cada momento del ciclo hidrológico 2003/04.

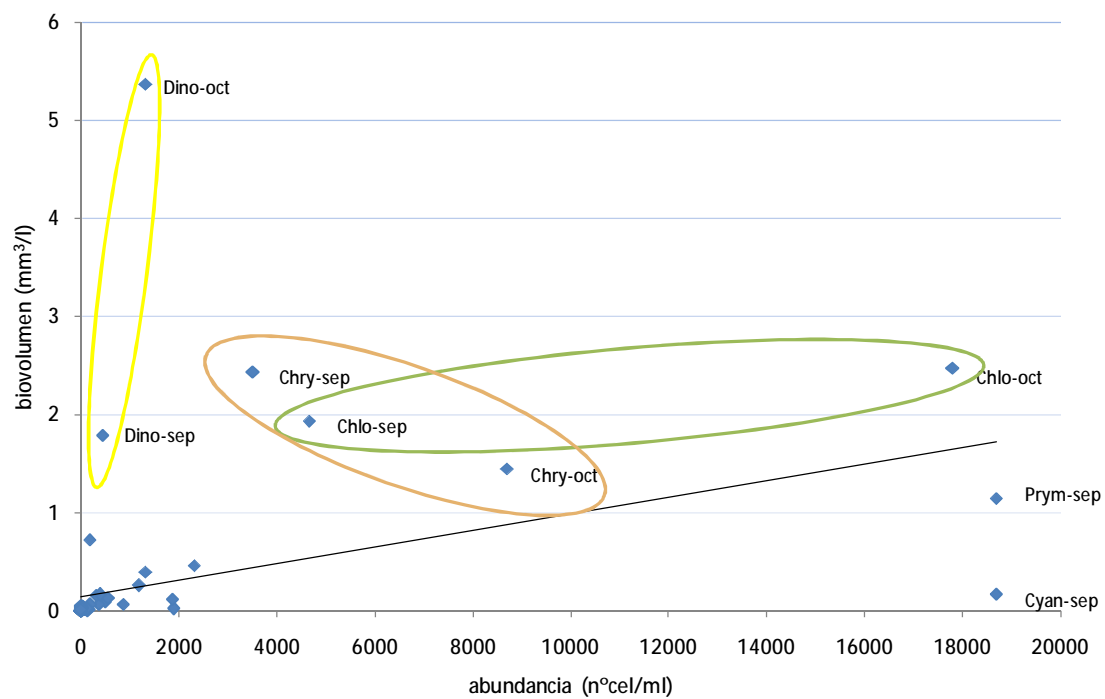


Figura 4.10. Regresión entre los valores de abundancia y biovolumen de las diferentes clases de fitoplancton, registrados durante el ciclo 2003/04. Se sitúan más alejadas de la recta las observaciones correspondientes a grupos que supusieron aportaciones importantes al total del fitoplancton en momentos determinados, bien en cuanto a la abundancia o bien en cuanto al biovolumen.

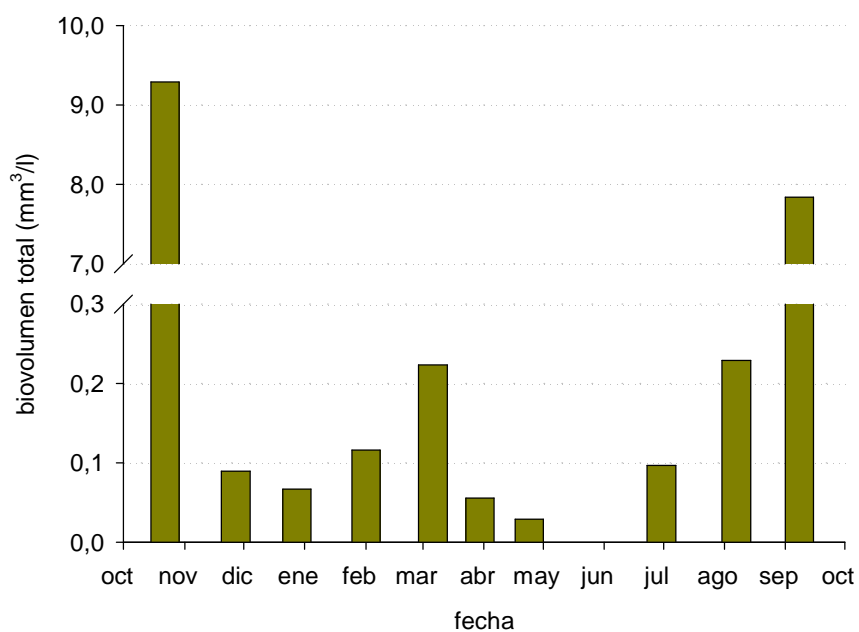


Figura 4.11. Biovolumen total de fitoplancton (mm³/l) en la laguna de Carralagroño durante el ciclo 2003/04.

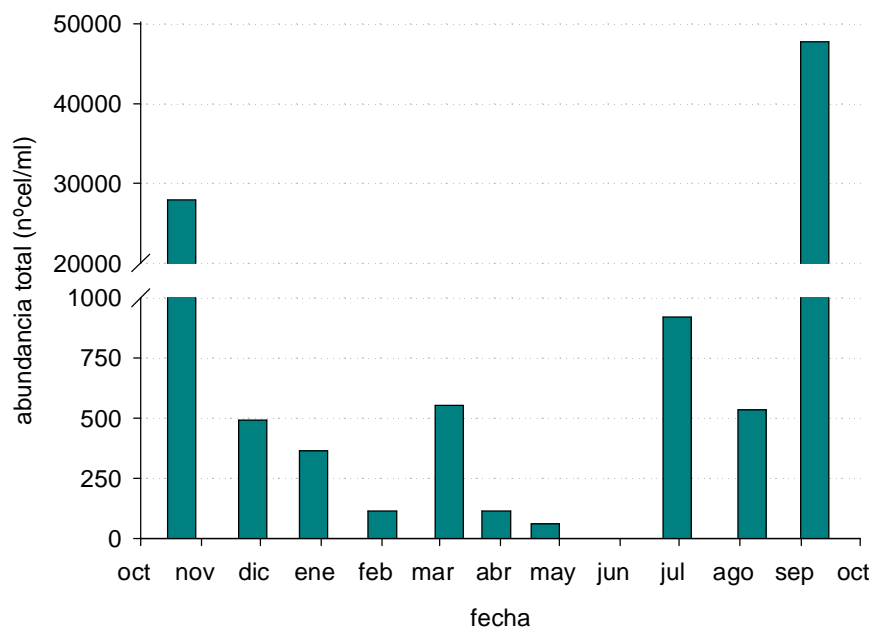


Figura 4.12. Abundancia total de fitoplancton (mm³/l) en la laguna de Carralagroño durante el ciclo 2003/04.

Tabla 4.7. Resultados más relevantes del test de correlación de Pearson entre las variables fisicoquímicas, la abundancia y el biovolumen de las diferentes clases de fitoplancton presentes en Carralagroño en el ciclo hidrológico 2003/04.

		abundancia				biovolumen			variables fisicoquímicas		
		Total	Chlorophyceae	Chrysophyceae	Prymnomatophyceae	Total	Chlorophyceae	Chrysophyceae	Z	OD(mg/l)	CE
Abundancia total	rPearson Sig(p) N		,781(*) 0,013 9	,821(**) 0,004 10	,657(*) 0,039 10	,955(**) 0,000 10	,823(**) 0,006 9	,878(**) 0,004 8	-,738(*) 0,015 10	-0,574 0,083 10	,809(**) 0,005 10
Biovolumen total	rPearson Sig(p) N	,955(**) 0,000 10	,889(**) 0,001 9	,864(**) 0,001 10	0,620 0,056 10		,913(**) 0,001 9	,785(*) 0,021 8	-,697(*) 0,025 10	-0,621 0,056 10	,751(*) 0,012 10

Tabla 4.8. Resultados significativos más destacables del test de correlación de Pearson entre las variables fisicoquímicas, la diversidad y la abundancia totales y de las diferentes clases de fitoplancton presentes en Carralagroño entre 2001 y 2007.

			abundancia				diversidad				variables fisicoquímicas			
			Cyan	Chrys	Baci	Chlo	Chrys	Baci	Chlo	cloa	Z	Tª	OD(mg/l)	CE
abundancia	Cyanobacterias	r									-,820*			
		Sig. (p)									,013			
		N									8			
	Chrysophyceae	r					-,473*		,681**	-,652**		-,506*		
		Sig. (p)					,048		,007	,003		,032		
		N					18		14	18		18		
abundancia	Bacillariophyceae	r								-,648**				
		Sig. (p)								,000				
		N								25				
	Dinophyceae	r							,919**	-,776**				
		Sig. (p)							,001	,014				
		N							8	9				
abundancia	Chlorophyceae	r		,498*							,421*		,509*	
		Sig. (p)		,042							,040		,011	
		N		17							24		24	
	Total	r	,904**	,807**	,538**	,725**				,609**	-,747**		,544**	
		Sig. (p)	,002	,000	,006	,000				,006	,000		,005	
		N	8	18	25	24				19	25		25	
div	Total	r				,564**	,839**	,666**						
		Sig. (p)				,003	,000	,000						
		N				25	25	25						

En lo referente a la riqueza de especies observada, en total, a lo largo del período de estudio, se identificaron 82 taxones diferentes de algas en el fitoplancton de la laguna. En este tipo de sistemas someros, al menos una parte de las especies de algas microscópicas que se encuentran en la columna de agua han llegado ahí por resuspensión, pero su hábitat natural está asociado al sustrato. A esta comunidad habitualmente se le denomina ticoplancton (Philibert y Prairie, 2002). La mayoría de las algas que forman el ticoplancton pertenecen a la clase *Bacillariophyceae*. En las muestras de Carralagroño, 43 de los 82 taxones de microalgas identificados en el plancton, eran especies de dicha clase (tabla 4.10), y de ellos, un total de 12, es decir, un 28%, se encontraron también en algún momento en el fitobentos (tabla 4.9). Sin embargo, sólo 3 especies aparecieron simultáneamente en el fitoplancton y en el fitobentos (*Cocconeis placentula*, *Navicula veneta* y *Nitzschia constricta*), y estas son las que, estrictamente, podrían considerarse ticoplancton.

Tabla 4.9. Especies de *Bacillariophyceae* que se identificaron tanto en la columna de agua como en el sedimento.

Ticoplancton
<i>Achnanthes minutissima</i>
<i>Amphora veneta</i>
<i>Cocconeis placentula</i>
<i>Diatoma mesodon</i>
<i>Eunotia bilunaris</i>
<i>Gomphonema angustum</i>
<i>Navicula cincta</i>
<i>Navicula cryptocephala</i>
<i>Navicula veneta</i>
<i>Nitzschia compressa</i> var. <i>compressa</i>
<i>Nitzschia constricta</i>
<i>Pleurosigma</i> sp.

Por otra parte, *Bacillariophyceae* fue la clase que dominó en todo momento en cuanto a número de especies presentes, suponiendo de media más de la mitad (55%) del total de especies de la comunidad fitoplanctónica (figura 4.13). El valor máximo de diversidad en un momento puntual lo alcanzó también este grupo en febrero de 2004, momento en el que estuvo representado en la laguna por 15 taxones diferentes. Dentro de esta clase, los géneros más destacados en la columna de agua a lo largo de todo el período de estudio fueron *Achnanthes*, *Diatoma*, *Fragilaria* y *Navicula*.

El segundo grupo en cuanto a riqueza de especies fue *Chlorophyceae*, del que se contabilizaron 14 taxones diferentes a lo largo del período de estudio, seguido de *Chrysophyceae*, con 9 taxones. Los géneros más importantes de *Chlorophyceae* por su

abundancia y su frecuencia de aparición en la laguna fueron *Chlamydomonas*, *Dunaliella*, *Carteria* y *Binuclearia*. *Lobocystis dichotoma* fue la especie que más contribuyó a la abundancia total de este grupo, aunque sólo estuvo presente en las dos campañas de primavera del ciclo 2006/07. Los géneros más importantes de *Chrysophyceae*, tanto en abundancia como en número de campañas en las que estuvieron presentes, fueron *Chromulina*, *Mallomonas* y *Pseudopedinella*. La clase *Cyanobacteria* estuvo representada solamente por tres géneros, *Anabaena*, *Pseudanabaena* y *Phormidium*, de los que el más abundante fue *Anabaena*. La clase *Prymnesiophyceae* únicamente apareció en dos ocasiones en todo el período de estudio, en ambos casos en verano, y representada por un solo género, *Prymnesium*. Los dos géneros de la clase *Dinophyceae* que se identificaron en las muestras de la laguna fueron *Gymnodinium* y *Hemidinium*.

Tabla 4.10. Riqueza de especies de las diferentes clases en las diferentes campañas de muestreo, en los seis ciclos estudiados y en total en el período 2001-2007.

	2001/02	2002/03				2003/04										2004/05				2005/06				2006/07						2001-2007		
	tot	ene	abr	jul	tot	oct	nov	dic	feb	mar	mar	abr	jun	ago	sep	tot	oct	ene	abr	tot	ene	abr	jul	tot	dic	feb	mar	abr	jul	tot	tot	media
Cyanophyceae	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	2	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1
Chrysophyceae	0	3	2	0	4	3	0	0	3	2	1	1	1	2	1	5	1	6	2	6	2	0	0	2	1	1	0	1	2	2	9	3
Bacillariophyceae	6	12	8	5	17	4	7	9	15	9	5	12	3	4	3	25	8	7	1	11	3	10	8	15	3	3	3	9	7	12	43	14
Cryptophyceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1
Dinophyceae	0	2	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	2	0	3	0	0	0	0	2	0	2	0	0	2	4	2
Chlorophyceae	1	4	2	2	7	1	1	2	4	3	1	3	0	3	1	6	2	1	2	3	1	2	1	3	2	2	3	2	2	6	14	4
Zygnematophyceae	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1
Prymnesiophyceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
total	7	22	13	7	32	10	8	11	24	15	9	16	5	12	9	45	14	18	6	27	7	12	10	22	8	6	8	12	11	22	82	26

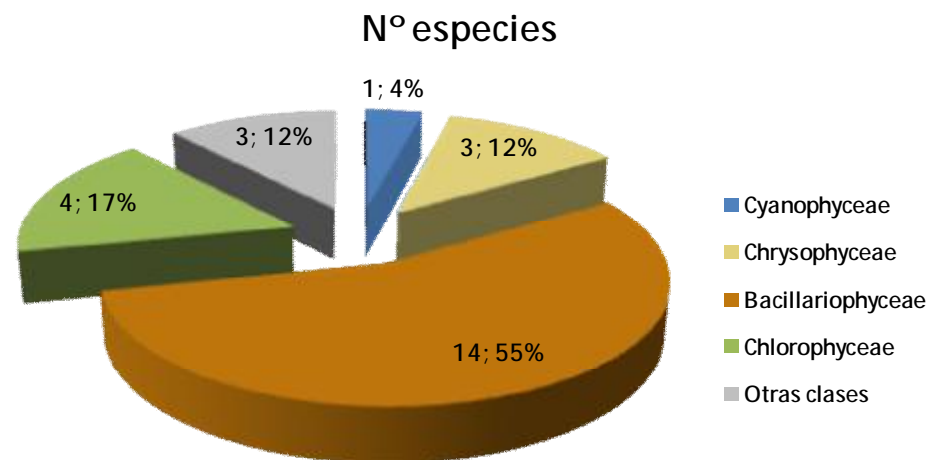


Figura 4.13. Porcentaje de la riqueza (nº de especies; porcentaje respecto al total) que aporta en promedio cada clase al conjunto de la comunidad fitoplanctónica a lo largo de los seis ciclos hidrológicos estudiados. En la categoría "Otras clases" se incluyen los grupos *Dinophyceae*, *Cryptophyceae*, *Zygnematophyceae* y *Prymnesiophyceae*.

4.3.3. Fitobentos

La comunidad fitobentónica de *Bacillariophyceae* se estudió a través de muestras tomadas con una periodicidad trimestral a lo largo de dos ciclos hidrológicos. En total, se pudieron tomar muestras en 6 campañas, ya que en octubre de 2005 y en enero de 2007 la laguna estaba seca. Se identificaron 55 taxones, la mayor parte a nivel de especie o subespecie, correspondientes a 20 géneros diferentes (tabla 4.11). Se observó que una inmensa mayoría de géneros (14) aparecieron menos de 5 veces (filas azules tabla 4.9), 3 géneros aparecieron 5 o 6 veces y otros 3 aparecieron más de 10 veces. Los géneros de aparición más frecuente fueron *Nitzschia* (14 sp. y 24 presencias), *Navicula* (7sp y 16 presencias) y *Fragilaria* (5sp. o subsp. y 11 presencias) (figura 4.14). Los dos primeros fueron los únicos que aparecieron en todas las campañas realizadas. Sólo la especie *Navicula veneta* se identificó en las seis campañas, y hubo dos especies que estuvieron presentes en 5 de las 6, que fueron: *Achnantes minutissima* y *Cocconeis placentula*, y otras dos que se detectaron en 4 de las 6 (*Navicula phyllepta* y *Nitzschia dissipata*). La campaña de julio de 2006 fue la que presentó la máxima diversidad (28 taxones), seguida de la de julio de 2007 (22 taxones), mientras que la mínima diversidad se dio en abril de 2006 (11 taxones).

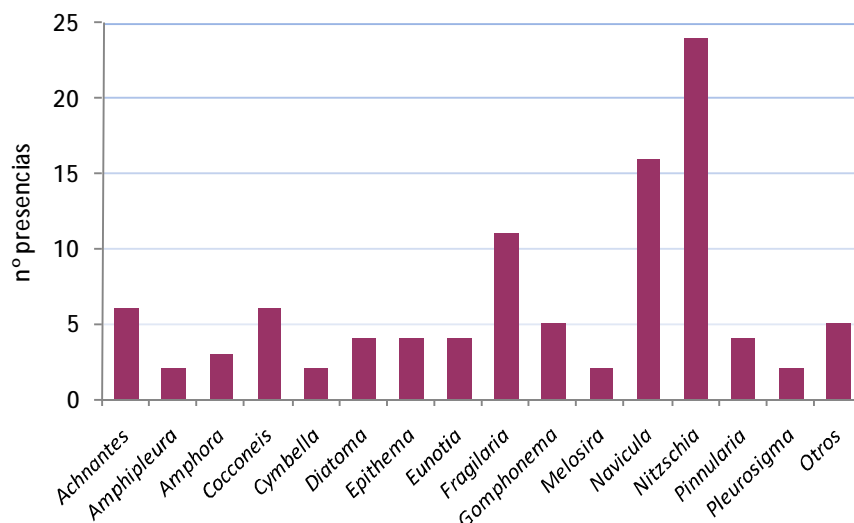


Figura 4.14. Número total de presencias de cada género de fitobentos (suma del número total de veces que aparecen las especies de un mismo género en el total de las campañas) identificados en la laguna de Carralagroño entre octubre de 2005 y septiembre de 2007.

Tabla 4.11. Especies de fitobentos presentes en la laguna de Carralagroño (enero de 2006-julio de 2007). Las filas azules representan el número de veces que se identificó una especie cualquiera de un determinado género.

Taxón	18-01-06 pres	24-04-06 pres	13-07-06 pres	09-11-06 pres	07-04-07 pres	05-07-07 pres	presencias de cada taxon
<i>Achnanthes lanceolata</i>						*	1
<i>Achnanthes minutissima</i>		*	*	*	*	*	5
<i>Achnantes</i>							6
<i>Amphipleura pellucida</i>		*			*		2
<i>Amphipleura</i>							2
<i>Amphora inariensis</i>			*	*			2
<i>Amphora veneta</i>						*	1
<i>Amphora</i>							3
<i>Cocconeis pediculus</i>						*	1
<i>Cocconeis placentula</i>	*	*	*	*		*	5
<i>Cocconeis</i>							6
<i>Craticula cuspidata</i>			*				1
<i>Craticula</i>							1
<i>Cymatopleura solea</i>			*				1
<i>Cymatopleura</i>							1
<i>Cymbella cymbiformis</i>					*		1
<i>Cymbella minuta</i>						*	1
<i>Cymbella</i>							2
<i>Diatoma mesodon</i>	*			*			2
<i>Diatoma moniliformis</i>						*	1
<i>Diatoma vulgare</i>	*	*					2
<i>Diatoma</i>							4
<i>Epithemia adnata</i>			*	*			2
<i>Epithemia sorex</i>			*			*	2
<i>Epithemia</i>							4
<i>Eunotia bilunaris</i>			*	*	*	*	4
<i>Eunotia</i>							4
<i>Fragilaria brevistriata</i>			*	*	*		3
<i>Fragilaria capucina</i>					*		1
<i>Fragilaria capucina</i> var. <i>vaucheriae</i>			*		*		2
<i>Fragilaria fasciculata</i>			*		*		2
<i>Fragilaria ulna</i>			*		*	*	3
<i>Fragilaria</i>							11
<i>Gomphonema angustum</i>			*	*	*		3
<i>Gomphonema pumilum</i>					*		1
<i>Gomphonema truncatum</i>			*				1
<i>Gomphonema</i>							5
<i>Hantzschia amphioxys</i>						*	1
<i>Hantzschia</i>							1
<i>Melosira varians</i>	*	*					2
<i>Melosira</i>							2
<i>Navicula capitatoradiata</i>			*				1
<i>Navicula cincta</i>						*	1
<i>Navicula cryptocephala</i>				*		*	2
<i>Navicula cryptotenella</i>						*	1
<i>Navicula phyllepta</i>	*	*	*	*			4
<i>Navicula pygmaea</i>			*				1
<i>Navicula veneta</i>	*	*	*	*	*	*	6
<i>Navicula</i>							16
<i>Nitzschia amphibia</i>			*	*			2
<i>Nitzschia capitellata</i>				*			1
<i>Nitzschia</i> cf. <i>denticula</i>	*	*			*		3
<i>Nitzschia compressa</i>						*	1
<i>Nitzschia compressa</i> var. <i>compressa</i>			*				1
<i>Nitzschia constricta</i>						*	1
<i>Nitzschia dissipata</i>	*	*	*		*		4
<i>Nitzschia filiformis</i>			*	*			2
<i>Nitzschia flexoides</i>					*		1
<i>Nitzschia hungarica</i>		*				*	2
<i>Nitzschia palea</i>						*	1
<i>Nitzschia recta</i>		*					1
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	*						1
<i>Nitzschia</i> sp.			*		*	*	3
<i>Nitzschia</i>							24
<i>Pinnularia subcapitata</i>			*	*			2
<i>Pinnularia viridis</i>				*			1
<i>Pinnularia viridis</i> var. <i>minor</i>			*				1
<i>Pinnularia</i>							4
<i>Pleurosigma</i> sp.					*	*	2
<i>Pleurosigma</i>							2
<i>Stauroneis</i> sp.						*	1
<i>Stauroneis</i>							1
<i>Surirella angusta</i>					*		1
<i>Surirella ovalis</i>	*						1
<i>Surirella</i>							2
nº total taxones	14	11	28	18	19	22	101

4.3.4. Macrófitos

Dentro de los macrófitos presentes en la laguna de Carralagroño en el período 2001-2007, se pueden diferenciar helófitos o plantas marginales e hidrófitos (tabla 4.12). Al primer grupo pertenecerían *Phragmites australis* y *Scirpus maritimus*. Ambos se localizan en la zona marginal de la laguna, buscando la humedad del terreno, pero sin estar necesariamente sumergidos en el agua. Dentro de los hidrófitos de Carralagroño se encuentran algas del grupo de los carófitos, como *Chara connivens*, *Chara galioides*, o *Lamprothamnium papulosum*, y la fanerógama acuática *Ruppia drepanensis* (figura 4.15). Datos previos del año 1993 (Gobierno Vasco, 1994) mostraban una comunidad formada por *Tolypella salina*, *Chara galioides*, *Chara connivens*, *Chara vulgaris*, *Lamprothamnium papulosum*, *Ruppia drepanensis* y *Potamogeton pectinatus*.

Cabe destacar que en el período de estudio del presente trabajo no se ha localizado ningún ejemplar de *Tolypella salina* en el interior de la laguna de Carralagroño. Cirujano y Longás (1988) destacaban su presencia al tratarse de una especie sumamente rara, que al parecer sólo se encuentra en contados enclaves de la Península Ibérica (Cirujano y Medina, 2002), tras haber desaparecido las salinas de Croix de Vie (Vendée, Francia), donde se describió por primera vez (Corillion, 1960; Comelles, 1986). Aunque en la Comunidad Autónoma del País Vasco no está así reconocida, está incluida en el “Catálogo Regional de Especies Amenazadas de Castilla La Mancha” debido a su escasez (Cirujano y Medina, 2002).

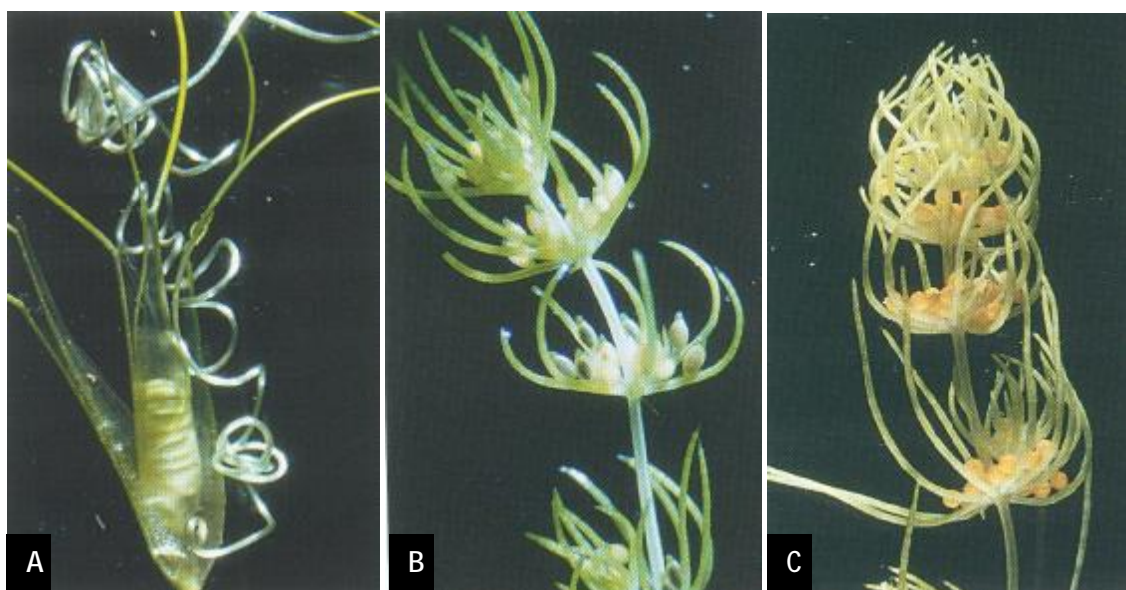


Figura 4.15. Aspecto de ejemplares de *Ruppia drepanensis* (A) y *Chara connivens* pie femenino (B) y pie masculino (C). (Cirujano y Medina, 2002).

Tabla 4.12. Hidrófitos y plantas marginales más representativas en Carralagroño entre los ciclos 2001/02 y 2006/07.

Vegetación						
Plantas acuáticas	2002	2003	2004	2005	2006	2007
<i>Chara connivens</i>		*	*			
<i>Chara galioides</i>				*	*	*
<i>Lamprothamnium papulosum</i>			*		*	
<i>Ruppia drepanensis</i>		*	*	*	*	*
TOTAL ACUATICAS	0	2	3	2	3	2
Plantas marginales	2002	2003	2004	2005	2006	2007
<i>Phragmites australis</i>	*	*	*	*	*	*
<i>Scirpus maritimus</i>	*	*	*	*	*	*
TOTAL MARGINALES	2	2	2	2	2	2
TOTAL PLANTAS	2	4	5	4	5	4

Las escasas formaciones marginales que estuvieron presentes durante la totalidad del período de estudio en la vegetación de orilla de la laguna están compuestas por bandas, más o menos desdibujadas, en las que *Phragmites australis* y *Scirpus maritimus* son las dos especies más abundantes. Otras especies como *Scirpus holoschoenus*, *Juncus maritimus*, *Puccinellia fasciculata* y *Salicornia ramosissima*, les acompañan con una representación mucho más escasa.

El cortísimo periodo de inundación del ciclo 2001/02 impidió el desarrollo de las comunidades de macrófitos. Los únicos hidrófitos que se encontraron durante los ciclos 2002/03 y 2003/04 en la cubeta de la laguna de Carralagroño fueron la fanerógama *Ruppia drepanensis* y el carófito *Chara connivens*. Durante el ciclo 2003/04 aparecieron además algunos rodales de *Lamprothamnium papulosum* próximos a la orilla. La comparación con las especies de macrófitos citadas para la laguna por Cirujano y Longás (1988) en ese año, puso de manifiesto la desaparición de *Tolypella salina* y de *Potamogeton pectinatus*, que se mantuvo para el resto de los ciclos hidrológicos. Durante el periodo 2004/05, con un bajo nivel de inundación y una desecación temprana, no se localizaron ejemplares del carófito *Lamprothamnium papulosum*, ni tampoco de *Chara connivens*. A cambio, aparecieron ejemplares de un nuevo carófito, *Chara galioides*. Durante el periodo 2005/06 se encontró de nuevo el carófito *Lamprothamnium papulosum*, y ésta resultó ser la única variación en la comunidad respecto del ciclo anterior. En el último ciclo de los estudiados vuelve a desaparecer esta especie, y se reduce la cobertura de las formaciones de *Chara galioides*.

En general, se puede hablar de un esquema de aparición escalonada en el tiempo a lo largo de un ciclo hidrológico medio en la laguna de Carralagroño, entre las especies de carófitos que están presentes cada año y *Ruppia drepanensis*. Los procesos de recarga que se producen durante otoño inician los procesos de germinación de las esporas y semillas que existen en el banco del sedimento. Puesto que se ha descrito dormancia en *Ruppia* (Cho y Sanders, 2009), y posiblemente también se dé en esporas de carófitos, las esporas y semillas que germinan pueden no pertenecer a las depositadas en el ciclo anterior, sino a otros más antiguos. Los primeros en germinar son los carófitos, que como algas que son, presentan ciclos más cortos y efímeros, bien adaptados al metabolismo estacional de estas lagunas. De esta forma, a principios de primavera, los carófitos germinan y crecen con la luz llegando hasta el fondo de la cubeta y todavía en ausencia de comunidades acuáticas de algas filamentosas -que forman grandes masas cuando aumenta la temperatura del agua y hay más nutrientes movilizados- y plantas superiores que generan sombra sobre los organismos que viven en el fondo. La maduración y formación de nuevas esporas se produce entre mayo y junio, en función del ciclo hidrológico, ya con grandes coberturas de *Ruppia drepanensis* y en muchas ocasiones de *Cladophora fracta*, que generan sombra. La germinación de las comunidades de *Ruppia* se produce hacia abril-mayo, en función de la temperatura y de la salinidad del agua (Van Vierssen et al., 2003; Khan y Durako, 2005; Sim et al., 2006a), más o menos acoplada con el momento de maduración de los carófitos. El crecimiento de esta planta es más lento, de manera que la formación de flores y su fecundación se puede producir hacia los meses de junio-julio. Los carófitos prácticamente ha desaparecido para entonces, o se encuentran los individuos muertos con las esporas formadas. Las semillas de *Ruppia* están maduras hacia julio-agosto.

El análisis de la cobertura total de carófitos en la laguna durante el período de estudio muestra una alteración de esta comunidad. Así, la cobertura total comenzó siendo de entre el 25 y el 50% de la superficie disponible en los ciclos hidrológicos 2002/03 y 2003/04. A partir del periodo 2004/05, se mantuvo inferior al 25% hasta el final del período de estudio. Estos bajos valores de cobertura han estado siempre asociados a la presencia primaveral, ya mencionada en el apartado 4.3.2, de formaciones de clorofíceas filamentosas de la especie *Cladophora fracta*, que cubrían más de un 75% de la superficie del humedal, y cuya presencia ha ido siempre en detrimento de la de los macrófitos.

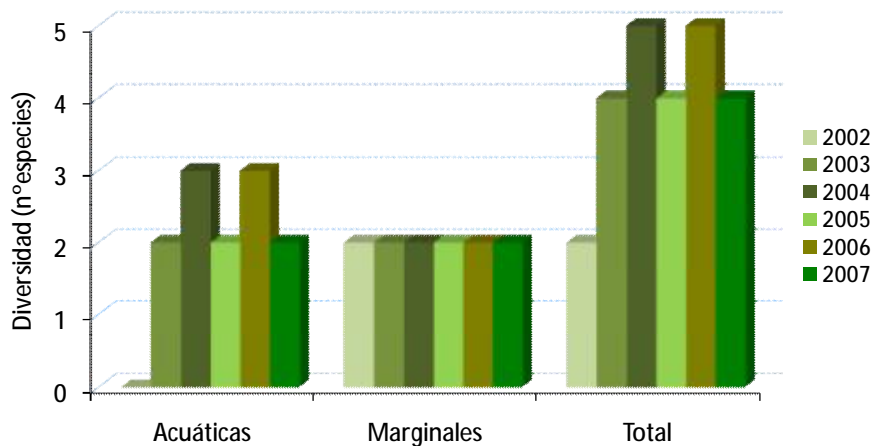


Figura 4.16. Vegetación acuática en Carralagroño (nº de especies) entre los ciclos 2001/02 y 2006/07.

Además del seguimiento de la composición específica de la vegetación acuática de la laguna de Carralagroño, se realizó un estudio, durante el ciclo 2003/04, de la variación de la biomasa de macrófitos sumergidos a lo largo del mismo. Como se observa en la figura 4.17, la biomasa (peso seco) de macrófitos experimentó un incremento exponencial durante aproximadamente tres meses entre la aparición de los primeros brotes en febrero y su momento de máxima biomasa en el mes de mayo. A partir de ese momento, que coincide con la profundidad máxima medida en la laguna en este ciclo hidrológico, el valor de peso seco ya no aumentó, y comenzó la senescencia de los macrófitos.

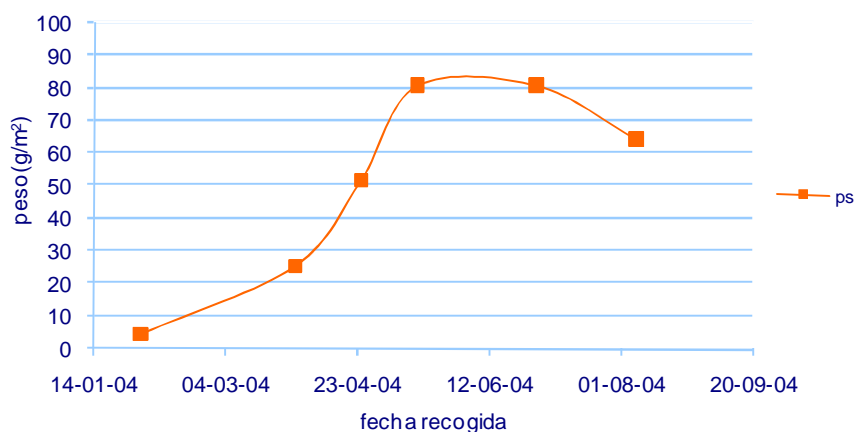


Figura 4.17. Variación de la biomasa de macrófitos en Carralagroño durante el ciclo 2003/04.

4.3.5. Zooplancton

En el zooplancton de la laguna de Carralagroño se identificaron organismos de tres grupos principales con diferente categoría taxonómica. En primer lugar cabe mencionar a los *Copepoda* (copépodos), subclase perteneciente al *Phylum Arthropoda*, al *Subphylum Crustacea* y a la clase *Maxillopoda*. Dentro de los copépodos, se pudieron diferenciar especies de dos órdenes diferentes: *Calanoida*, y *Harpacticoida*. El segundo grupo en abundancia, y primero en diversidad de especies, fueron los *Cladocera* (cladóceros), suborden perteneciente también al *Phylum Arthropoda* y al *Subphylum Crustacea*, pero en este caso a la clase *Branchiopoda*. Por último, como grupo menos representado, aunque abundante en determinados momentos del año, nos encontramos a los *Rotifera* (rotíferos), que constituyen un *Phylum* independiente de los *Arthropoda*.

Tabla 4.13. Abundancia de individuos (nºindividuos/l) de los diferentes taxones de zooplancton durante el ciclo 2003/04 en la laguna de Carralagroño.

	22-10-03	27-11-03	28-12-03	01-02-04	06-03-04	30-03-04	24-04-04	03-06-04	30-06-04	07-08-04	08-09-04
<i>A. salinus</i>	0,0	108,8	90,0	22,5	2,5	45,0	40,0	840,0	92,5	30,0	40,0
<i>A. salinus HO</i>	0,0	1,3	0,0	0,0	0,0	5,0	0,0	20,0	0,0	3,3	0,0
<i>Copepoditos ca</i>	0,0	1,3	0,0	0,0	97,5	120,0	100,0	630,0	13,8	3,3	0,0
<i>A. salinus tot</i>	0,0	111,3	90,0	22,5	100,0	170,0	140,0	1490,0	106,3	36,7	40,0
<i>Nauplius</i>	165,0	76,3	60,0	115,0	17,5	57,5	10,0	30,0	0,0	28,3	195,0
<i>C. retrogressus</i>	50,0	25,0	0,0	10,0	17,5	2,5	5,0	0,0	0,0	45,0	1290,0
<i>C. retrogressus HO</i>	3,3	0,0	0,0	0,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	40,0
<i>Copepoditos ha</i>	23,3	13,8	0,0	7,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	730,0
<i>C. retrogressus tot</i>	76,7	38,8	0,0	17,5	22,5	2,5	5,0	0,0	0,0	65,0	2060,0
<i>D. mediterranea</i>	0,0	0,0	10,0	30,0	7,5	5,0	2,5	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>A. salina</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	12,5	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>D. crassa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	180,0	0,0	0,0	5,0
<i>L. lamellata</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16,3	138,3	5,0
total	243	236	180	185	148	235	170	1700	123	268	2305

Las dos especies de copépodos localizadas fueron *Arctodiaptomus salinus*, del orden *Calanoida*, y *Cletocampus retrogressus*, del orden *Harpacticoida*. Dentro de los organismos pertenecientes al grupo de los cladóceros, pudieron diferenciarse tres especies: *Daphnia mediterranea*, *Alona salina* y *Dunhevedia crassa*. La única especie del *Phylum Rotifera* que estuvo presente en este caso fue *Lecane lamellata*. En las muestras de zooplancton se identificaron también crustáceos de la clase *Ostracoda*, que no se tuvieron en cuenta en lo que respecta al zooplancton, sino que se consideraron en el zoobentos. Los resultados en cuanto a las especies observadas en la laguna coincidieron aproximadamente con lo observado en estudios anteriores. La especie *Lecane lamellata* fue también el único rotífero encontrado por Velasco y col. (1999) en la laguna. La composición del zooplancton descrita para abril de 2001 (Rossetti y Rico, inédito) fue muy similar a la encontrada en el presente trabajo, exceptuando los copépodos del género *Diacyclops* (Orden *Cyclopoida*) y los rotíferos de las especies *Keratella cochlearis* y *Eosphora therina*, que en el caso del presente trabajo no fueron recolectados. Los resultados de abundancia a lo largo del ciclo hidrológico 2003/04 de

los diferentes grupos de zooplancton identificados en la laguna se muestran en la tabla 4.13.

En las dos campañas de otoño, únicamente se detectaron individuos de las dos especies de copépodos, con escasa presencia de hembras ovígeras (HO) y máxima abundancia de individuos en el estadio nauplio (figura 4.18). En invierno, la abundancia total de zooplancton alcanzó su valor mínimo, se redujo de forma importante la presencia de copépodos, tanto de adultos como de individuos en estadio nauplio, e hicieron su aparición en la laguna los cladóceros, más concretamente la especie *Daphnia mediterranea*, de la que se contabilizó su abundancia máxima de todo el ciclo hidrológico.

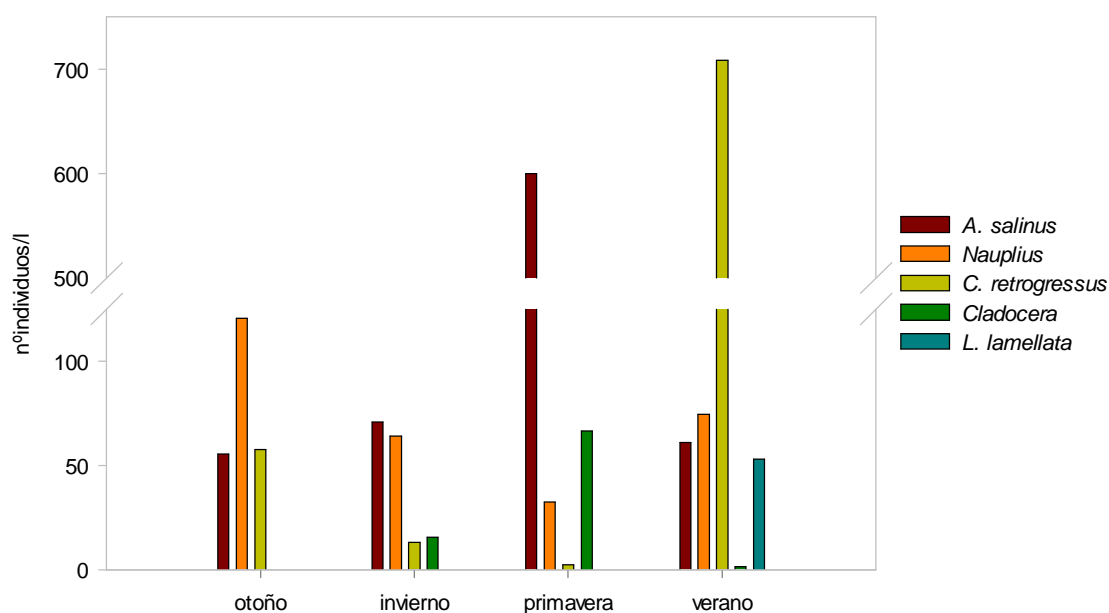


Figura 4.18. Abundancia media por estaciones de los diferentes grupos de zooplancton identificados en Carralagroño durante el ciclo hidrológico 2003/04.

En primavera, más del 85% del total de individuos que constituyeron el zooplancton, pertenecían a la especie *Arctodiaptomus salinus*, contabilizándose a partes iguales adultos y copepoditos de dicha especie, y siendo importante respecto a otras campañas la abundancia de hembras ovígeras, sobre todo en las muestras de primeros de junio. La otra especie de copépodos prácticamente desapareció de la laguna hasta el mes de agosto. La abundancia de *Daphnia mediterranea* también se redujo de forma notable, desapareciendo por completo al principio del mes de junio. Por el contrario, las otras dos especies de cladóceros identificadas alcanzaron su máxima abundancia en

primavera. *Alona salina* únicamente apareció en la laguna en la campaña del mes de abril, mientras *Dunhevedia crassa* alcanzó una abundancia media importante en dicha estación, representando más del 10% de la abundancia total de zooplancton a primeros del mes de junio. En verano, sin embargo, redujo su presencia de forma notable. Al final del ciclo hidrológico, en la campaña de septiembre, se contabilizó la máxima abundancia del copépodo *Cletocampus retrogressus*, suponiendo el 89% del total de abundancia de la comunidad en ese momento. Los copépodos en estadio nauplio también alcanzaron su mayor abundancia en esta última campaña. La especie *Arctodiaptomus salinus*, al contrario, redujo su abundancia de forma destacable de primavera a verano. El único rotífero que apareció en la laguna durante este ciclo, *Lecane lamellata*, lo hizo en los meses de verano, llegando a su abundancia máxima en agosto, momento en que supuso más del 50% de la abundancia total de la comunidad zooplanctónica.

4.3.6. Zoobentos

Dentro de los rangos habituales de un número de taxones limitado que corresponde a un ecosistema extremo como es una laguna salina, la comunidad macrobentónica de la laguna de Carralagroño estuvo formada por un número de taxones de rango familiar que osciló entre la ausencia total de macroinvertebrados en diciembre de 2002 y un máximo de 15 taxones en mayo de 2003. Las familias identificadas en cada momento se reflejan en la tabla 4.14.

Dado el corto periodo de tiempo de inundación de la laguna en el ciclo 2001/02, el macrobentos no pudo formar una comunidad estable en este primer ciclo de estudio. Prácticamente durante la totalidad del resto del período de estudio, la comunidad estuvo dominada por familias del grupo de los dípteros, contabilizándose entre 2 y 7 familias por campaña de muestreo (exceptuando las dos campañas efectuadas en el mes de diciembre). El promedio de aportación de las familias de Dípteros a la riqueza total fue del 44,2%, algo más del doble que la calculada para los coleópteros (21,6%) (figura 4.19). Ambos grupos estuvieron presentes en la inmensa mayoría de las campañas de muestreo. Los dípteros únicamente no aparecieron en las muestras de zoobentos recogidas en el mes de diciembre, mientras que los coleópteros no se identificaron en ninguna de las muestras correspondientes al otoño.

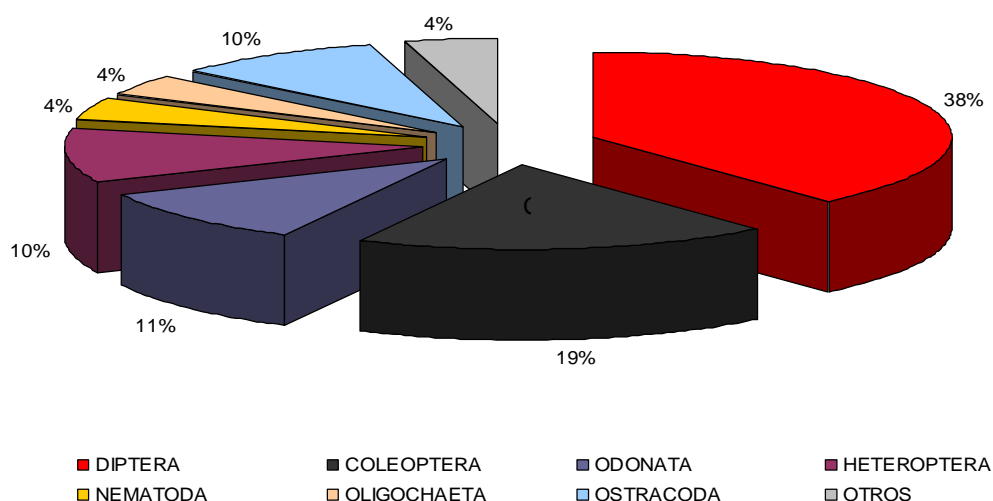


Figura 4.19. Aportación media a la diversidad total en una campaña de muestreo por parte de cada grupo.

La familia de dípteros que estuvo presente en un mayor número de campañas de muestreo fue *Chironomidae*, que se identificó en un 82,6%, seguida de *Ceratopogonidae*, que se encontró en un 58,8% de las campañas (figura 4.20). En más del 35% de las campañas se detectó la presencia de *Stratiomyidae*, *Culicidae* y *Ephydriidae*. Poco frecuentes o esporádicos en la laguna fueron los individuos de las familias *Dolichopodidae*, *Limoniidae*, *Psychodidae*, *Dixidae*, (aparecen en menos de un 25% de las campañas) mientras que con una única aparición nos encontramos a las familias *Tabanidae*, *Tipulidae*, *Scatophagidae* y *Syrphidae*. Dentro del grupo de los coleópteros, las familias más frecuentes fueron *Hydrophilidae* y *Dytiscidae*. Con una tasa de aparición mucho menor, se encontraron también individuos de las familias *Helophoridae* y *Elmidae*. El siguiente de los grupos en importancia respecto a la diversidad total de macroinvertebrados fueron los odonatos (12,4%), seguidos de los heterópteros (11,6%). Dentro de los primeros, cabe diferenciar entre la familia *Lestidae*, que apareció en la laguna ya a principios de la primavera, y las familias *Coenagrionidae* y *Libellulidae*, que fueron más frecuentes ya al final de la primavera o en los meses de verano. Ninguna de ellas se encuentra en la laguna en otoño e invierno. Respecto a los heterópteros, entre las dos familias que se identificaron se pueden apreciar diferencias en la misma línea que las mencionadas para los odonatos. Los *Corixidae*, mucho más frecuentes, se encontraron en la laguna en momentos más variados del ciclo hidrológico, mientras que los *Notonectidae* únicamente aparecieron a partir de finales del mes de mayo y hasta el momento de desecado de la laguna.

Por estaciones, se observa que en otoño el número medio de familias fue muy reducido, y que se incrementó a medida que transcurrían los ciclos hidrológicos, alcanzándose el máximo en primavera, que prácticamente se mantuvo igual en verano (figura 4.21).

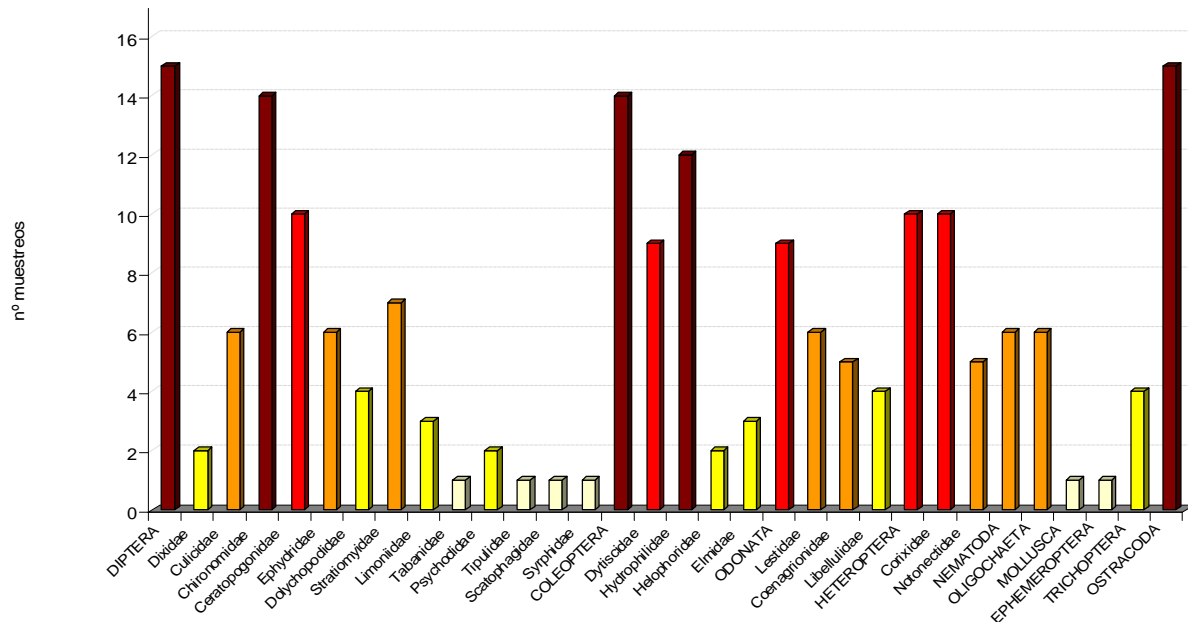


Figura 4.20. Frecuencia de aparición de cada una de las familias o taxones suprafamiliares en la laguna de Carralagroño durante el período de estudio.

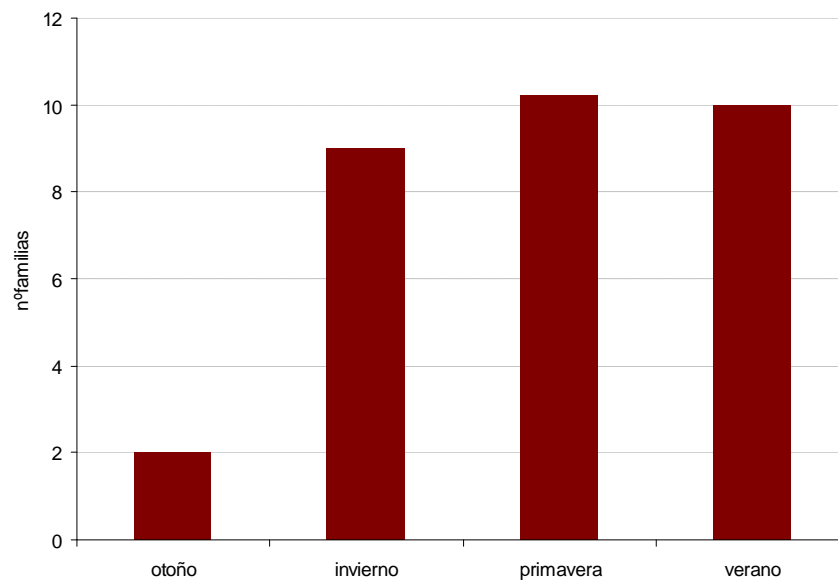


Figura 4.21. Riqueza media de familias o taxones suprafamiliares en cada una de las estaciones.

Tabla 4.14. Presencia de los diferentes taxones de macroinvertebrados bentónicos en la laguna de Carralagroño entre 2002 y 2007.

		Zoobentos																
CAT. SUPRAFAMILIAR	FAMILIA	19-12-02	27-02-03	28-03-03	25-04-03	25-05-03	26-06-03	28-12-03	30-03-04	24-04-04	03-06-04	30-06-04	07-08-04	05-10-04	08-04-05	18-05-06	28-04-07	05-07-07
NEMATODA				*		*					*				*	*	*	
OLIGOCHAETA		*	*			*			*	*	*							
MOLLUSCA																		
	Physidae				*													
EPHEMEROPTERA																		
	Baetidae																	*
ODONATA																		
	Lestidae										*	*			*	*	*	*
	Coenagrionidae					*	*				*	*	*					*
	Libellulidae						*				*	*	*			*		*
HETEROPTERA																		
	Corixidae					*	*				*	*	*	*	*	*	*	*
	Notonectidae					*	*				*	*						*
COLEOPTERA																		
	Dytiscidae	*	*	*	*	*			*	*	*					*	*	
	Hydrophilidae	*				*	*		*	*	*	*	*		*	*	*	*
	Helophoridae									*						*		
	Elmidae	*				*			*									
TRICHOPTERA																		
	Limnephilidae			*					*	*							*	
DIPTERA																		
	Dixidae					*			*									
	Culicidae	*	*			*			*	*								*
	Chironomidae	*	*	*	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Ceratopogonidae					*	*		*	*	*		*		*	*	*	*
	Ephydriidae			*									*	*	*	*		*
	Dolychopodidae				*	*	*			*								
	Stratiomyidae								*	*		*		*		*	*	*
	Limoniidae	*				*			*									
	Tabanidae	*																
	Psychodidae	*								*								
	Tipulidae								*									
	Scatophagidae	*																
	Syrphidae						*											
OSTRACODA		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Número de taxa		0	11	7	6	15	10	1	13	10	9	9	8	5	8	12	9	13

Los resultados obtenidos del estudio cuantitativo de la comunidad zoobentónica de la laguna de Carralagroño realizado durante el ciclo hidrológico 2003/04 se resumen en la figura 4.22.

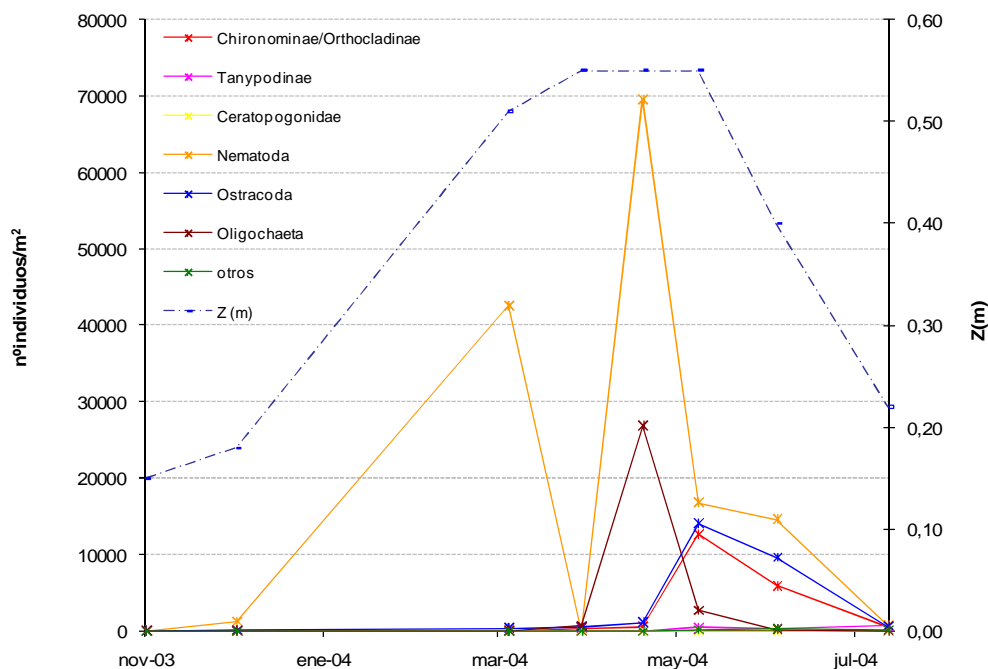


Figura 4.22. Abundancia por unidad de superficie de los diferentes taxones identificados en los muestreos cuantitativos del zoobentos de Carralagroño y variación de la profundidad máxima durante el ciclo 2003/04. La categoría denominada “otros” incluye a los grupos *Libellulidae*, *Hydrophilidae*, *Coenagrionidae* y *Corixidae*.

Se observa que en el muestreo del mes de noviembre, recién comenzado el ciclo hidrológico, únicamente se detectó la presencia de *Nematoda*. En los muestreos posteriores, previos a la primavera, se añadieron a este grupo, aunque con abundancias mucho menores, *Ostracoda* y *Ceratopogonidae*. Con la primavera, en el mes de abril, aparecieron *Oligochaeta* y subfamilias de *Chironomidae* no depredadores (*Chironominae* y *Orthocladinae*). No es hasta el mes de junio cuando aparecen individuos de la subfamilia depredadora de *Chironomidae* (*Tanypodinae*), así como otros grupos siempre minoritarios en abundancia, que se incluyen en la categoría denominada “Otros”, como son *Libellulidae*, *Hydrophilidae*, *Coenagrionidae* y *Corixidae*. En agosto, la abundancia de todos los grupos, a excepción de *Tanypodinae*, se redujo drásticamente.

4.4. Discusión

4.4.1. Bacterioplancton

Las bacterias incrementan su presencia en la laguna en el período en el que la presencia de materia orgánica, tanto en el sedimento como en suspensión, es mayor. En estos primeros momentos del ciclo hidrológico, la energía entra en forma de detritos orgánicos, que pueden ser asimilados por bacterias, hongos o detritívoros (Alonso, 1998). Los restos de la vegetación y de los invertebrados muertos del ciclo anterior, puestos en circulación por las primeras lluvias del ciclo hidrológico, suponen una importante fuente de recursos para las bacterias, que unidas a los organismos detritívoros ya mencionados, ejercen un papel fundamental en el reciclaje de la materia y la energía del ecosistema.

4.4.1. Fitoplancton

La biomasa fitoplanctónica está íntimamente ligada a la concentración de **clorofila *a*** del agua. En Carralagroño, esto queda comprobado con la correlación directa y significativa de esta variable con la abundancia total de fitoplancton (nº de células/ml) a lo largo del período de estudio y con el biovolumen total (mm³/l) durante el ciclo 2003/04 (tablas 4.7 y 4.8). Las correlaciones inversas de los valores de concentración de clorofila *a* con el porcentaje de saturación de oxígeno, con la concentración del mismo en mg/l y con los valores de pH (tabla 4.4), unidas al hecho de que la clorofila *a* se sitúe muy alejada de estas tres variables en el análisis de componentes principales respecto al eje 2 (figura 4.4 y tabla 4.5), hacen suponer que los picos de oxígeno y los valores más elevados de pH en general se deben a la actividad de organismos fotosintéticos diferentes del fitoplancton. Además, la correlación inversa de la clorofila *a* con la temperatura y con la profundidad, y directa con la alcalinidad (tabla 4.4), así como la ordenación de éstas y otras variables respecto al segundo eje del análisis de componentes principales, ponen de relieve el hecho de que los valores más elevados de clorofila *a*, y por tanto de abundancia fitoplanctónica, no coinciden con valores elevados de temperatura, profundidad, oxígeno y pH en la laguna, como pueden ser los correspondientes a la primavera, sino con los momentos en los que se miden las alcalinidades máximas, es decir, en otoño y en invierno.

La clorofila *a* es un reflejo de la biomasa de fitoplancton, que en otoño e invierno aún no tenía que competir por los nutrientes con los macrófitos y se ve favorecido por los

nutrientes liberados de la descomposición bacteriana. En primavera, por el contrario, la baja concentración de clorofila *a* refleja que los macrófitos acaparan los nutrientes disponibles en esta época, limitando la biomasa fitoplanctónica. La alcalinidad elevada en otoño e invierno se debe, principalmente, a la concentración de HCO_3^- , que es mayor en la laguna cuando la producción primaria macrofítica es menor, y por tanto hay un consumo inferior de carbono inorgánico. Respecto a la conductividad eléctrica, sus valores más elevados se dan en verano, época en la que determinados grupos de fitoplancton, como algunas especies de *Chlorophyceae* y de *Prymnesiophyceae*, aprovechan el declive de los macrófitos y las elevadas temperaturas para desarrollarse.

Debido a las características de ecosistema extremo de Carralagroño, las especies que forman parte de su fitoplancton son o bien especies cosmopolitas y eurihalinas, capaces de sobrevivir en un amplio rango de tipos de ambiente, o bien especies muy especializadas en ecosistemas con valores de las variables ambientales muy concretos. En ambos casos, deben tener tolerancia a la desecación, o mecanismos para sobrevivir temporalmente en condiciones adversas. Así, algunas de las especies encontradas (*Dunaliella sp.*), habitan frecuentemente en sistemas someros, temporales y salinos, e inclusive en el suelo, y otras pertenecen a géneros con sistemas de dispersión efectivos: *Anabaena sp.*, *Chlamydomonas sp.*, *Oocystis sp.*, *Navicula sp.*, y *Nitzschia sp.* (Margalef, 1983).

Las clases *Chlorophyceae* y *Bacillariophyceae* suponen más del 50% de la abundancia de células del fitoplancton durante la mayor parte del tiempo, tanto si se hace una aproximación general por ciclos como si se observan los datos estacionales. Pero es la clase *Chlorophyceae* la que ocupa el primer puesto en lo que a abundancia se refiere, tanto en 3 de las 4 estaciones como en 4 de los 6 ciclos estudiados. La abundancia total de fitoplancton se correlaciona positivamente con las de las clases *Bacillariophyceae*, *Chlorophyceae*, *Chrysophyceae* y *Cyanobacteria* ($p < 0,01$), tanto para el ciclo 2003/04 como para el período total de estudio, lo que pone de manifiesto cuales son los grupos que más representan en cuanto a abundancia. Los grupos que presentan una *r* de Pearson más baja son *Chlorophyceae* y *Bacillariophyceae*, ya que su abundancia no sólo es alta en la laguna cuando la abundancia total de fitoplancton es alta, sino que están presentes en ella prácticamente en todo momento.

La riqueza total de taxones de fitoplancton se correlaciona directamente ($p < 0,005$) según el test de Pearson, con la de los tres grupos más diversos (*Bacillariophyceae*, *Chlorophyceae* y *Chrysophyceae*). La diversidad de *Bacillariophyceae* y *Chlorophyceae*, aunque limitada por tratarse de un ecosistema extremo, es la que alcanza valores más elevados del conjunto de la población fitoplanctónica, y mucho más en el caso de las diatomeas. Esto les permite llevar a cabo una estrategia de reemplazo de unas especies por otras a medida que las condiciones tremendamente cambiantes del

ambiente en el que viven varían. Hay otras clases que adquieren importancia en momentos concretos o sólo en determinados ciclos hidrológicos, porque están representadas por un menor número de especies, cuya capacidad competitiva con los otros grupos se ve limitada a determinadas condiciones. Por ejemplo, las especies de la clase *Chrysophyceae* presentan un tamaño en general pequeño, que les confiere cierta ventaja respecto a los otros grupos a la hora de enfrentarse a situaciones de estrés. Por este motivo, son muy abundantes en momentos puntuales de los ciclos (otoño e invierno) en los que su abundancia supera a menudo a *Bacillariophyceae* e incluso a *Chlorophyceae*.

Respecto a los resultados de abundancia de los seis ciclos hidrológicos, hay que tener en cuenta que hay varios grupos para los cuales el biovolumen y la abundancia representan cuestiones muy diferentes en cuanto a su importancia en el total de la comunidad. Éstos son, sobre todo, los que cuentan con las especies o bien más grandes o bien más pequeñas de las presentes en la laguna. En Carralagroño, esto se debe tener en cuenta sobre todo al referirnos a las especies de *Dinophyceae* y *Zygnematophyceae*, cuya abundancia en general fue despreciable respecto al total de la laguna, salvo en momentos puntuales, y cuya aportación al biovolumen, sin embargo, podría ser más importante, con las implicaciones que esto puede tener para la producción primaria. Por el contrario, la importancia notable de la clase *Cyanobacteria* en cuanto a su abundancia en determinados momentos, prácticamente se hace invisible si tenemos en cuenta su biovolumen.

A pesar de ello, y debido a que las especies o muy grandes o muy pequeñas no son las mayoritarias en Carralagroño, las variables biovolumen y abundancia se muestran correlacionadas entre sí y con la concentración de clorofila *a*. Además, y aunque suele ser importante tener en cuenta el biovolumen de cara a la producción primaria, puede suceder, en ocasiones, que altos valores de producción primaria no se correspondan con altas biomásas fitoplanctónicas, sino con momentos en que la productividad primaria experimenta subidas puntuales ocasionadas por factores como disponibilidad de nutrientes o condiciones ambientales favorables. Esto es difícil de interpretar debido a la dinámica enormemente rápida del fitoplancton, que exigiría un seguimiento de las variaciones de su composición y abundancia aún más exhaustivo y frecuente.

La clase *Bacillariophyceae* es la que mayor número de especies aporta a la diversidad planctónica total de la laguna. Además de las tres especies de esta clase ya mencionadas como ticoplancton en sentido estricto, cabe destacar que los géneros de *Bacillariophyceae* más presentes en esta fracción de la laguna tienen en común el elevado grado de cosmopolitismo de sus especies. Suelen presentar un crecimiento rápido y una alta capacidad de colonización, lo que supone una ventaja frente a las perturbaciones del ambiente (Sabater *et al.*, 1998; Barbour *et al.*, 1999; Montesanto *et*

al., 1999; Sabater, 2000; Haubois *et al.*, 2005; Walsh y Weneper, 2009). Muchas de ellas son capaces de resistir elevadas concentraciones de nutrientes y conductividades (Van Dam *et al.*, 1994; Sabater, 2000; Hill *et al.*, 2001; De Fabricius *et al.*, 2003; Taylor *et al.*, 2007; Hassan *et al.*, 2009).

La diversidad de *Bacillariophyceae* se correlaciona negativamente ($p < 0,05$) con la abundancia de *Chrysophyceae*, que a su vez está relacionada positivamente con la abundancia de *Chlorophyceae* ($p < 0,05$). Es decir, la diversidad de *Bacillariophyceae* desciende cuando aumenta la abundancia de *Chrysophyceae* y *Chlorophyceae*. Puede suceder que la turbidez ocasionada en el agua a causa de valores puntuales de abundancias muy elevadas de *Chrysophyceae* y *Chlorophyceae*, o debida a resuspensión por el viento, haga descender la diversidad de *Bacillariophyceae*, que mayoritariamente se desarrollan en las proximidades del sedimento. También puede tratarse de una relación indirecta, debida a que las condiciones ambientales favorables a unas clases y a otras son diferentes. En este sentido, existen múltiples variables ambientales que condicionan la diversidad y abundancia del fitoplancton. Una de ellas es la transparencia del agua. Existen períodos en que los fuertes vientos y la resuspensión limitan notablemente la luz incidente y la estabilidad de la lámina de agua. Esto afecta de forma importante al desarrollo de la biota en la laguna, reduciendo la abundancia de especies y el biovolumen total de algas. En estas circunstancias, especies planctónicas tales como *Dunalliella sp.* y *Oocystis parva* (ambas de la clase *Chlorophyceae*), presentarían una abundancia restringida, mientras que otras especies habitualmente bentónicas (*Binuclearia tatrana* (*Chlorophyceae*), *Navicula cincta*, y otras *Bacillariophyceae*), se pueden encontrar en la lámina de agua por efecto de la resuspensión, constituyendo lo que llamamos ticoplancton. En estos casos también tiene lugar el efecto control del pastoreo sobre las poblaciones (Drabkova, 1978; García y Niell, 1993; Evans *et al.*, 1995; Letanskaya, 2000).

Otra variable fundamental es la salinidad. En general, el aumento del tiempo de residencia y del volumen de agua favorecen la diversificación de la comunidad. Hacia el final del período de inundación, el incremento de salinidad que se produce en este tipo de sistemas induce a una reducción de la complejidad de la comunidad (figura 4.23). En estos casos, la diversidad (abundancia y número de especies) aumenta a medida que avanza el ciclo hidrológico, alcanzando su expresión máxima hacia los meses de marzo-mayo, justo antes de un incremento acelerado de la salinidad. Sin embargo, en Carralagroño, y debido posiblemente a la presencia de los macrófitos que limitan el desarrollo fitoplanctónico en primavera, los resultados del test de correlación no apuntan en esta dirección (tabla 4.8).

Las concentraciones de sílice influyen también en la dinámica del fitoplancton. En Carralagroño, el incremento de abundancia de *Bacillariophyceae* y de *Chrysophyceae* (concretamente de *Mallomonas sp.*) del otoño al invierno coincide con un descenso en

la concentración de sílice en el agua de la laguna (tablas 3.3 y 3.4, capítulo 3), lo que tiene sentido puesto que este es el principal componente de los frústulos de *Bacillariophyceae* y de las placas externas de sílice que presentan las algas del género *Mallomonas*.

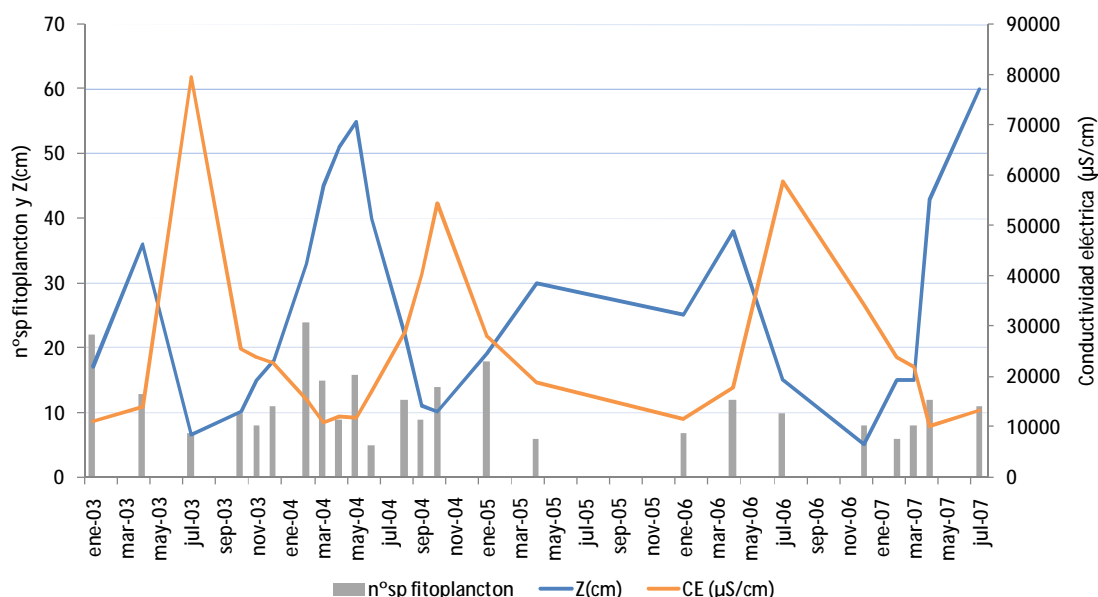


Figura 4.23. Variación del número de especies de fitoplancton (y ticoplancton), la profundidad máxima y la conductividad eléctrica en Carralagroño durante el ciclo estudiado.

El efecto del pastoreo del zooplancton ejerce asimismo un importante papel en la abundancia y composición del fitoplancton. Así, el aumento de abundancia de zooplancton lleva a un sobrepastoreo que supone un control de las poblaciones de tipo “top-down”, siendo éste muy importante en los sistemas acuáticos (Estes, 1996). El pastoreo selectivo puede constituir, asimismo, un importante factor de control de la comunidad, favoreciéndose las especies menos palatables. En Carralagroño se observa que la abundancia de *Arctodiaptomus salinus*, una de las dos especies de copépodos identificadas, se incrementa enormemente en primavera, sobre todo al final de la misma. También presentan sus abundancias máximas del ciclo hidrológico en esta estación los cladóceros *Dunhevedia crassa* y *Alona salina*. Estos organismos se alimentan de fitoplancton y perifiton, por lo que su abundancia podría explicar, en parte, las bajas abundancias de fitoplancton observadas en primavera en la laguna.

Aunque existen diferencias entre unos ciclos hidrológicos y otros, en verano son frecuentes las abundancias de fitoplancton muy altas. Las *Chlorophyceae* son

importantes también en este momento, pero también destacan otros grupos que no están prácticamente presentes durante el resto del año, como *Prymnesiophyceae* o *Cyanobacteria*. Éstas últimas son importantes sólo en cuanto a su abundancia, puesto que su biovolumen es muy pequeño. En este caso también puede estar teniendo lugar un efecto del pastoreo sobre la población de algas, esta vez por parte de *Cletocampus retrogressus* y del rotífero *Lecane lamellata*, pero además las altas salinidades propias del verano, que desplazan a unas especies respecto a otras y reducen la diversidad. El único género presente de *Prymnesiophyceae*, y más concretamente la especie *Prymnesium parvum*, es conocida por las toxinas que produce en situaciones de estrés, que pueden provocar la muerte de otros organismos microscópicos presentes en su medio y con los que compite (Johansson y Grane, 1999). Es una especie generalmente halófila, que se encuentra en aguas costeras y continentales con concentraciones iónicas relativamente altas de todo el mundo, por lo que posee mecanismos de osmorregulación. Vive a temperaturas de entre 2 y 30°C, y típicamente prefiere valores elevados de pH. Prefiere ambientes muy luminosos. En ocasiones presenta un comportamiento mixótrofo, alimentándose de bacterias en condiciones de escasez de fósforo (Skovgaard *et al.*, 2003, Rodgers, 2008).

Muchas especies de *Gymnodinium*, el género más abundante en Carralagroño de la clase *Dinophyceae*, también son capaces de alimentarse de bacterias en casos de necesidad. Quizá por eso aparecen en mayor medida en otoño, momento en que la abundancia bacteriana en la laguna es mayor. Presentan patrones de crecimiento en forma de *bloom*, tanto en aguas marinas como en continentales (Lasternas *et al.*, 2008).

Aunque no forman parte estrictamente del fitoplancton, cabe destacar que la aparición de *blooms* de *Chlorophyceae* filamentosas de la especie *Cladophora fracta* en la laguna de Carralagroño es indicativa de la fertilización desmesurada de las tierras de cultivo adyacentes y de la consecuente llegada por escorrentía de los nutrientes a los sistemas acuáticos (Walsh y Weneper, 2009).

4.4.1. Fitobentos

La composición y abundancia de las especies de fitobentos se modifica como consecuencia de los cambios ambientales. La sensibilidad de las especies, unida a sus altas tasas de crecimiento, puede llevar a una completa sustitución de las comunidades en pocas semanas, proporcionando un reflejo actualizado de las condiciones ambientales (Sabater, 2000). Debido a que permanecen en un mismo lugar durante meses, muestran los efectos acumulados de la calidad del agua durante dicho período, de forma mucho más precisa que los parámetros químicos (Walsh y Weneper, 2009).

Los índices de diatomeas se han desarrollado para evaluar la contaminación orgánica e inorgánica en ríos, pero también existen otras fuentes de estrés ambiental para las algas fitobentónicas (Barbour et al., 1999). Irradiancia, temperatura y presión depredadora son tres factores principales que determinan su crecimiento y capacidad productiva (Robinson et al., 2000; Brandini et al., 2001; Kolayli y Sahin, 2009). Por supuesto, la salinidad de las aguas y la concentración de nutrientes resultan también decisivas. La tolerancia a la salinidad es una cualidad que restringe el crecimiento y la composición del fitobentos. La interacción entre la salinidad y la presencia de nitrógeno inorgánico es importante a la hora de determinar la estructura de estas comunidades (Brown y Olive, 1995; Leland et al., 2001).

No debemos olvidar las consecuencias que traen consigo las interacciones con los demás organismos que componen la comunidad biológica. El zooplancton actúa como depredador de algunas especies del fitobentos en determinadas condiciones. Concretamente, el pastoreo por parte de los copépodos harpacticoides sobre las especies de fitobentos se ve favorecido en condiciones de mayor tamaño de grano de sedimento. Cuanto más limo, menor es la depredación de los copépodos sobre las diatomeas. (De Troch et al., 2006). También pueden darse influencias positivas o negativas indirectas. Por ejemplo, el crecimiento de las poblaciones de determinadas diatomeas como *Navicula veneta* se ve potenciado en presencia de bacterias como *Halomonas sp.* (Avendano-Herrera y Riquelme, 2007).

Navicula y *Nitzschia* son los dos géneros más presentes en el fitobentos de Carralagroño. Ambos son asociados por otros autores con la presencia de limos y con la contaminación agrícola (Hill et al., 2001), y muestran alta riqueza de especies en sistemas con pH básico y conductividades moderadamente elevadas (2mS/cm) (Khan, 1993). La capacidad de colonización de estas pequeñas diatomeas móviles y de rápido crecimiento (muchas de las especies de los géneros *Navicula* y *Nitzschia*) representa una ventaja en ambientes caracterizados por fuertes perturbaciones físicas (Haubois et al., 2005), por lo que se ajustan perfectamente a las condiciones propias de Carralagroño. Las células pequeñas son biológicamente más activas debido a la mayor proporción superficie-volumen, lo que les permite mayores tasas de división fotosíntesis y absorción de nutrientes (Williams

El género *Nitzschia*, y concretamente sus especies con capacidad de movimiento, se asocian con problemas de alto contenido en limos debidos a prácticas agrícolas intensas. Con algunas especies del género *Navicula* ocurre lo mismo (Hill et al., 2001). Ambos géneros dominan, por ejemplo, en arrozales que sufren inundaciones y drenajes periódicos (Ohtsuka y Fujita, 2001). Las especies de estos géneros *Navicula veneta* y

Nitzschia constricta constituyen, junto a *Cocconeis placentula*, las tres especies propiamente ticoplanctónicas de Carralagroño.

Las especies del género *Navicula* suelen asociarse a sistemas con altas concentraciones de nutrientes y de sales. Sin ir más lejos, la especie *Navicula veneta* se encuentra en ambientes de aguas salobres con alto contenido en nutrientes (Van Dam *et al.*, 1994; Hassan *et al.*, 2009). Se asocia con altas conductividades y con sustratos de grano fino (De Fabricius *et al.*, 2003). *Navicula phyllepta* es una especie de pequeño tamaño, comúnmente distribuida e importante en ambientes salobres y marinos, que presenta variedades ecológicas adaptadas a diferentes condiciones de salinidad y de concentración de nutrientes como el amonio (Creach *et al.*, 2006; Vanellander *et al.*, 2009). Su presencia disminuye a concentraciones de amonio por encima de 400µM (7200µg/l), a las que nunca se llega en Carralagroño, y prefiere ambientes mesohalinos (Underwood *et al.*, 1998), estando su rango óptimo de salinidad entre 10 y 20‰ (Underwood y Provot, 2000), valores similares a los medidos en Carralagroño en las campañas en que se analizó el fitobentos. Es una fuente importante de alimento para copépodos harpacticoides de hábitat bentónico (De Troch, *et al.*, 2006). *Navicula pygmaea* es más tolerante aún a altas concentraciones de amonio y de materia orgánica (Peletier, 1996). *Navicula cryptotonella* y *Navicula cryptocephala* son excelentes indicadoras de perturbaciones de origen agrícola o de contaminación orgánica (Brown y Olive, 1995; Taylor *et al.*, 2007).

Las especies del género *Nitzschia* presentes en Carralagroño también suelen encontrarse en sistemas con características comunes a las de la laguna de estudio. *Nitzschia dissipata* es una especie cosmopolita, de aguas alcalinas y bien oxigenadas (Montesanto *et al.*, 1999). Presenta, al igual que otras especies móviles, un crecimiento estacional, dando lugar a formaciones de tipo *bloom*, lo que le lleva a altos niveles periódicos de captación de nutrientes o de aminoácidos disueltos (Nilsson y Sundback, 1996). Soporta la exposición a importantes concentraciones de herbicidas (Debenest *et al.*, 2009), lo que puede estar contribuyendo a su presencia en 4 de las 6 campañas en la laguna. *Nitzschia palea*, otra especie del mismo género también presente en Carralagroño, aunque menos frecuente, está asociada a elevadas conductividades (5 a 7,5mS/cm) y a sistemas con presión agrícola o contaminación orgánica de moderada a fuerte (Brown y Olive, 1995; Herbst y Blinn, 1998; De Fabricius *et al.*, 2003; Duong *et al.*, 2008). *Nitzschia amphibia* puede encontrarse en aguas salobres o alcalinas con alto contenido en nutrientes (Van Dam *et al.*, 1994; Hassan *et al.*, 2009).

Otra especie que es tremendamente frecuente en el fitobentos de Carralagroño es *Achnantes minutissima*. Es una especie de pequeño tamaño, cosmopolita, de rápido crecimiento, pionera en la colonización de espacios previamente afectados por

perturbaciones (Sabater *et al.*, 1998; Barbour *et al.*, 1999; Montesanto *et al.*, 1999; Sabater, 2000; Walsh y Weneper, 2009). Se asocia con ambientes que presentan estrés físico y químico continuos (Sabater, 2000), como puede ser la laguna de Carralagroño. Suele dominar comunidades poco diversas (Sabater, 2000). *Navicula cryptocephala*, *Nitzschia palea* o *N. hungarica* también aparecen en una gran variedad de situaciones, aunque no suelen ser tan abundantes como *A. minutissima* (Sabater, 2000).

Cocconeis placentula es una especie muy frecuente en el fitobentos de Carralagroño, que, como ya se ha dicho, forma parte también de su ticoplancton. También puede considerarse cosmopolita (Montesanto *et al.*, 1999), tolerante de ambientes mesotróficos a eutróficos (Walsh y Weneper, 2009) que puede encontrarse en aguas salobres o alcalinas bien oxigenadas con alto contenido en nutrientes (Van Dam *et al.*, 1994; Montesanto *et al.*, 1999; Hassan *et al.*, 2009). Es capaz de tolerar niveles importantes de herbicidas (Debenest *et al.*, 2009). Otra especie de su mismo género, *Cocconeis pediculus*, tolera salinidades de moderadas a altas (Hill *et al.*, 2001), pero es sensible a niveles altos de contaminación orgánica (Brown y Olive, 1995).

Fragilaria brevistriata, está presente en la mitad de las muestras de fitobentos de la laguna. Al igual que otras especies de *Fragilaria*, pueden dominar comunidades muy diversas bajo concentraciones elevadas de nitrógeno ($\text{NO}_3=9,7\text{mg/l}$) (Sabater, 2000). Lo mismo ocurre con *Gomphonema angustum*, especie típica de aguas alcalinas (Urrea-Clos y Sabater, 2009) identificada en 3 de las 6 muestras, pero su dominancia es menor. Otra especie que aparece en aguas de pH básico sería *Fragilaria capucina* (Urrea-Clos y Sabater, 2009). Otras especies consideradas como comunes en aguas salobres que se encuentran en el entorno del parque de Doñana, con conductividades de entre 11,1 y 9,0 mS/cm y valores de pH por encima de 8,2 (Sabater, 2000), no se han identificado en las muestras de Carralagroño durante el período estudiado.

Con un menor número de apariciones en la laguna de Carralagroño, *Diatoma vulgare* es una especie cosmopolita, que suele ser indicadora de elevadas concentraciones de fosfatos (Taylor *et al.*, 2007), pero que es sensible a contaminación orgánica con nitrógeno (Brown y Olive, 1995), aunque esta sensibilidad no se demuestra en Carralagroño.

Como característica general del fitobentos presente en la laguna de Carralagroño, se puede decir que se trata de una comunidad muy dinámica, constituida fundamentalmente por especies cosmopolitas y capaces de soportar ambientes con perturbaciones. Muchas de ellas se asocian a aguas salobres o con concentraciones altas de nutrientes. Dicha capacidad de adaptarse a las perturbaciones, puede incluso llevar, a

algunas de sus especies, a desarrollarse indistintamente asociadas al sustrato o en la columna de agua, en función de las condiciones ambientales.

4.4.1. Macrófitos

La flora acuática que vive en estos medios está adaptada a dos factores ambientales: el aumento progresivo de la salinidad del agua durante el ciclo anual, debido a la intensa evaporación en primavera y sobre todo en verano, y la desecación total que suele producirse todos los años, en algunos casos de forma muy rápida. Los macrófitos acuáticos han resuelto estos problemas de varias formas, que están relacionadas con la reducción de su tamaño (biomasa vegetal total que genera cada individuo), con el acortamiento de sus ciclos biológicos, con la adaptación fisiológica a la salinidad de las aguas (Santamaría y Hootsmans, 1998), y con la producción de gran cantidad de semillas y esporas que permanecen viables en la parte superior de los sedimentos secos (0-3cm de profundidad) a la espera de un nuevo período de inundación (Bonis y Lepart, 1994; Cirujano y Medina, 2002). De esta forma, las plantas acuáticas superan la fase crítica de sequía y logran perpetuarse a partir de la producción de un gran número de propágulos en muy poco tiempo (Priebe y Florín, 1994; Coops y Van der Velde, 1995). La flora acuática halófila es poco numerosa, pero las plantas que forman parte de ella tienen unos ciclos biológicos muy interesantes. Algunas de estas plantas son raras, y debido a la destrucción y alteración de los hábitat salinos, se consideran amenazadas o en peligro, ya que encuentran en estos ecosistemas sus últimos refugios.

La vegetación asociada al tipo de aguas saladas, temporales y semipermanentes, de turbidez variable, descrito por Alonso (1998), al que pertenecería Carralagroño, coincide con la observada en el campo para el presente trabajo. Una comunidad halófila de *Salicornia ramosissima* en el perímetro junto a una formación de helófitos como *Scirpus maritimus*, *Juncus maritimus* y *Phragmites australis* en las orillas. En el interior de la cubeta, suele darse la presencia de una pradera de carófitos, típicamente de *Chara galioides* y *Lamprothamnion papulosum*, a veces acompañada de especies de *Tolypella* y *Ruppia* (Alonso, 1998). Algunos de los macrófitos acuáticos característicos de estos medios y que, en efecto, se encuentran o se encontraron en el pasado en Carralagroño, son los carófitos *Lamprothamnium papulosum*, *Chara galioides* y *Tolypella salina*, y la fanerógama *Ruppia drepanensis*. También aparece *Chara connivens*, que suele relacionarse con medios nitrificados o eutrofizados (Comelles, 1985, Cirujano y Medina, 2002). Estas plantas están adaptadas a las condiciones que imponen este tipo de sistemas hasta tal punto, que si la inundación fuera permanente, seguro que serían desplazadas por otras (Cirujano y Medina, 2002).

En el caso de Carralagroño, la banda de vegetación helofítica se encuentra muy reducida por la proximidad de los cultivos a la laguna, que provocan modificaciones en la morfología de las orillas de la cubeta, e impiden el desarrollo natural de la vegetación litoral en algunas zonas (aproximadamente en un 25% de su línea de costa) (Gobierno Vasco, 2005). Además, la proporción de la cuenca de drenaje que aún conserva la vegetación natural se reduce a un escaso 5% de la superficie total de la misma (figura 2.12, capítulo 2). Al igual que la mayor parte de los humedales salinos, se trata de una cubeta muy somera, que tiende a colmatarse muy rápido. La tasa de colmatación de los humedales aumenta considerablemente cuando están rodeados de cultivos, cosa que ocurre con bastante frecuencia. Por este motivo, es aconsejable para su conservación, entre otras actuaciones, tratar de evitar el relleno de las depresiones, y para ello la medida más práctica es respetar o restaurar la banda de vegetación natural que todas ellas han tenido en algún momento.

Respecto a la vegetación acuática presente en la laguna, la única especie que se mantuvo durante la totalidad del período de estudio fue la fanerógama halófila *Ruppia drepanensis*. Es la planta acuática más abundante en las aguas salinas estacionales. De crecimiento y fructificación rápidos, sus frutos resisten en el sedimento durante largos períodos de sequía sin perder su viabilidad (Cirujano y Medina, 2002). Es capaz de cubrir superficies considerables en muy poco tiempo (Cirujano y García-Murillo, 1992).

En lo que se refiere a los carófitos presentes en la laguna, se observan cambios en la composición de especies a lo largo de los seis ciclos estudiados. Las formaciones de *Chara connivens* presentes en 2003 y 2004 pueden haber sido sustituidas por *Chara galioides* a partir de 2005 por haberse visto favorecida esta última por el aumento de salinidad debido a la disminución del volumen de agua. *Chara connivens* es una especie muy heliófila (Velayos *et al.*, 1989), con mayor preferencia por aguas menos salinas (Gobierno Vasco, 2005). Suele encontrarse en ambientes nitrificados en sustratos pobres en calcio o silíceos (Comelles, 1985, Cirujano y Medina, 2002), e incluso se llega a relacionar con medios hipereutróficos ($Pt > 0,09 \text{ mg/l}$) (Lambert-Servien *et al.*, 2006), pero en medios básicos su verdadero limitante es la salinidad. De hecho, los valores de concentración de nutrientes observados en Carralagroño en el período estudiado no justificarían su desaparición por reducción de la eutrofización a partir de 2005. *Chara galioides* es una especie frecuente en aguas salinas e incluso hipersalinas, muy próxima a *Chara aspera*, de la que sólo se diferencia por el mayor tamaño de sus espinas y de sus anteridióforos (Cirujano y Medina, 2002). Por ello, ha sido considerada en el pasado una variedad ecológica de *Chara aspera* (Bonis *et al.*, 1993), pero en el catálogo de carófitos ibéricos elaborado por Cirujano y col. (2007) ambas se consideran especies diferentes.

En este tipo de sistemas someros, es frecuente la traslocación de esporas de carófitos entre cubetas, sobre todo promovida por las aves. De este modo, en el sedimento de la cubeta puede haber acumuladas esporas de diferentes especies que, en función de las condiciones ambientales (nutrientes, salinidad, presencia de *blooms* algales, etc.) lleguen a brotar en un ciclo determinado o no. En ocasiones, estas esporas se mueren sin haber prosperado, y en otras, esperan a que las condiciones sean favorables. Por ejemplo, *Lamprothamnium papulosum* es un carófito que vive en charcas muy salinas y que necesita aguas limpias y transparentes para brotar. Las escasas poblaciones de este carófito encontradas en Carralagroño en 2003/04 pudieron desaparecer en el ciclo posterior debido a la modificación de las orillas por los trabajos de laboreo agrícola, a la mayor presencia de flóculos de clorofíceas, o simplemente a causa de la falta de inundación de las zonas de orilla en las que fue encontrado en 2004, ya que durante el ciclo 2004/05 el nivel de inundación fue menor y la desecación temprana (Gobierno Vasco, 2005). En la primavera de 2006 volvieron a detectarse formaciones de *L. papulosum*. Tanto este ciclo como el 2003/04 presentaron valores elevados de precipitaciones totales (532mm y 578mm) que fueron las principales causantes de profundidades máximas por encima de los 38cm, y que pueden explicar, junto con la menor presencia de clorofíceas filamentosas, la presencia de este valioso carófito. Esta planta es cada vez menos frecuente en la Península Ibérica debido a la creciente destrucción de sus hábitats tradicionales. Por este motivo, ha sido considerada dentro de la categoría de carófitos vulnerables (Cirujano *et al.*, 2007).

Pese al aumento de la salinidad detectado en el ciclo 2004/05, no fue posible encontrar el carófito *Tolypella salina*, al igual que en el resto del período de estudio. Se trata de una especie precoz, de rápido desarrollo, adaptada a los ambientes acuáticos fluctuantes, salinos o alcalinos, en los que la concentración de sales aumenta progresivamente debido a la evaporación. En la Península Ibérica tiene una distribución disyunta, asociada a los escasos enclaves endorreicos en los que se ha citado. Por ello, se incluye en el grupo de carófitos en peligro de extinción en la Península Ibérica (Cirujano *et al.*, 2007). Su desaparición, así como la de *Potamogeton pectinatus*, respecto a citas anteriores (Gobierno Vasco, 2004 y Cirujano y Longás, 1988), puede haberse debido a cambios en la fisicoquímica o en la hidrología de la laguna a mayor escala temporal que desconocemos, pero, en general, se puede achacar al descenso global de la salinidad y al incremento de floraciones algales de *Cladophora fracta*.

El estado general del humedal durante el período de estudio respecto a la comunidad macrofítica puede describirse como de una sopa de algas filamentosas que permiten a duras penas el desarrollo pequeñas manchas no demasiado densas de plantas acuáticas en la cubeta (Gobierno Vasco, 2007). Además, la cuenca de drenaje de la laguna está totalmente ocupada por los cultivos de vid, que llegan a afectar a la morfología de las orillas, impidiendo el desarrollo adecuado de la vegetación helofítica.

A través de los resultados obtenidos de los muestreos cuantitativos de macrófitos, se observa como la evolución de su biomasa a lo largo de un ciclo hidrológico se adapta a lo que cabría esperar de una población típica de humedales temporales. Un crecimiento inicial acelerado permite alcanzar una biomasa máxima capaz de valores elevados de producción primaria y a partir de la cual debe darse la creación de estructuras reproductoras. Éste será el primer paso para dar lugar a formas de resistencia que la planta produce antes de entrar en su etapa de senescencia cuando percibe que el nivel de las aguas está descendiendo, con el objetivo de soportar el período de sequía, a la espera de brotar cuando vuelvan las lluvias.

4.4.2. Zooplancton

Con el objetivo de tipificar las comunidades zooplantónicas de las lagunas salinas españolas, usando una nomenclatura similar a la de los fitosociólogos, Alonso (1998) propone emplear 5 alianzas y 16 asociaciones de especies. Una de las alianzas propuestas, que correspondería a comunidades esteparias atalasoalinas, sería la Alianza *Arctodiptomion*, a la que pertenecen tres asociaciones. La que correspondería a Carralagroño sería la asociación *Arctodiptometum salini*, que incluye las especies *Arctodiptomus salinus*, *Daphnia mediterranea*, y *Cletocampus retrogressus*. *Daphnia magna* y *Alona salina* aparecerían en los periodos más diluidos.

Según reflejan los resultados obtenidos, los organismos más frecuentes en el zooplancton de Carralagroño son los crustáceos, tanto copépodos como cladóceros. Los copépodos son, en número de individuos, los animales más abundantes de la Tierra (Margalef, 1953). Mientras que los *Calanoida* se encuentran sobre todo formando parte del plancton, los *Harpacticoida* son frecuentes en la fauna del fondo de lagos o humedales, pero también se pueden encontrar entre la fauna intersticial de las riberas, en el musgo, en las hojas muertas húmedas o en zonas pantanosas. El desarrollo de los copépodos y su ciclo de vida dependen mucho de las estaciones, así como de las condiciones del medio (Dussart, 1967). Las formas que viven en aguas temporales comienzan el nuevo ciclo gracias a que al final del ciclo anterior se enquistan o entran en un estado de vida ralentizado (latencia), hasta que llegan de nuevo las condiciones favorables. En general, un copépodo puede tardar de uno a tres meses en alcanzar el estado adulto, y aún puede vivir algún mes más, pero es raro que un mismo individuo pueda participar en más de un ciclo reproductivo. Respecto a la dieta, cabe distinguir entre las formas más planctónicas, que suelen ser más o menos omnívoras, y las bentónicas, fundamentalmente detritófagas o carnívoras (Dussart, 1967).

Los copépodos del orden *Calanoida* están muy adaptados a la vida pelágica y pueblan ecosistemas muy diferentes, desde lagos hasta zonas palustres, pasando por estanques o ecosistemas acuáticos temporales. La mayoría prefieren las aguas diluidas, pero unas pocas especies viven en ambientes hipersalinos. Un ejemplo es *Arctodiaptomus salinus*, de la que se conocen dos formas en España. Una es planctónica y vive en aguas permanentes, profundas y mineralizadas, pero no saladas. La otra en aguas saladas atalasohalinas, temporales, pero de período más o menos largo. Ambas difieren en su aspecto, siendo la de las lagunas más grande, robusta y pigmentada. Ésta soporta concentraciones de sales muy elevadas (hasta 1400meq/l), siempre debidas a sulfatos y a cloruros. Esta situación es esperable, ya que conforme las aguas se concentran, sulfatos y cloruros van cobrando importancia respecto a los carbonatos, ya que éstos precipitan (Alonso, 1998). Se trata de una especie muy abundante en las regiones semiáridas y endorreicas españolas (Alonso, 1998). Es halófila y euriterma (puede vivir bajo amplios rangos de temperatura, de 6 a 34°C) (Stella, 1982 y 1984). Su hábitat preferente son las lagunas costeras salobres y las aguas salinas interiores cloruradas o magnésicas de regiones semiáridas, y es en el plancton de este tipo de sistemas donde es frecuente, siendo raro encontrarla en aguas dulces (Dussart, 1967). Respecto a su reproducción, produce sólo una generación de huevos resistentes al final de la primavera.

Los copépodos del orden *Harpacticoida*, al que pertenece la especie *Cletocampus retrogressus*, viven mayoritariamente en las proximidades del sustrato (Dussart, 1967). En general no son muy comunes en las lagunas españolas. *C. retrogressus* vive en aguas hipersalinas, cerca del fondo, donde puede llegar a formar poblaciones muy numerosas (en Gallocanta 300ind/l). (Alonso, 1998). Su pequeño tamaño y su escasa agilidad impiden a los harpacticoides, en la mayoría de los casos, ser carnívoros. Se alimentan sobre todo de detritos, bacterias y algas del fitobentos, tales como las diatomeas (Dussart, 1967).

Los cambios que tienen lugar a lo largo del ciclo hidrológico en lo que respecta a la hidrología, la fisicoquímica del agua o los productores primarios, pueden influir sobre los consumidores asociados a ellos. Las dos especies de copépodos presentes en Carralagroño alternan sus abundancias máximas a lo largo del ciclo hidrológico. Esta sucesión en el tiempo se ha observado cuando en un humedal conviven dos especies de copépodos del mismo tamaño (Stella, 1984). En la laguna de Carralagroño, *Arctodiaptomus salinus* es la especie dominante de la comunidad zooplanctónica en primavera, con un pico de abundancia al comienzo del mes de junio, momento en que la profundidad de lámina de agua de la laguna comienza a bajar. Los valores de abundancia de *Cletocampus retrogressus*, tanto si nos referimos a las hembras ovígeras, como a los adultos, como a los copepoditos, presentan una correlación estadísticamente significativa ($p < 0,01$) con los valores de conductividad eléctrica de agua. Sus

abundancias máximas se dan en verano, al final del ciclo hidrológico, coincidiendo con los valores más elevados de conductividad. La abundancia de los copépodos en el estadio nauplio alcanza sus valores más elevados al principio y al final del ciclo hidrológico. Por eso, aunque parezca una contradicción, se correlaciona positivamente con la concentración de Pt ($p<0,01$), alta al principio del ciclo, y con la conductividad eléctrica ($p<0,05$), alta al final del ciclo, y negativamente con la profundidad máxima ($p<0,05$), baja tanto al principio como al final del ciclo. Tiene sentido que los nauplios alcancen sus abundancias más elevadas al comienzo del ciclo, puesto que es cuando las formas de resistencia que han permanecido latentes desde el verano anterior en el sedimento de la laguna comienzan a eclosionar y los individuos pasan por sus primeras fases de crecimiento. Ya que la laguna en el verano del ciclo 2003/04 no se llegó a secar, se dio un segundo ciclo de eclosión de huevos que se refleja en la abundancia de nuevo elevada de nauplios en el mes de septiembre. También cabe destacar el resultado estadísticamente significativo del Anova univariante según el cual la presencia de macrófitos influye negativamente sobre la abundancia de nauplios ($p<0,05$). La presencia de macrófitos tiene lugar en los meses de primavera y verano, coincidiendo también con el desarrollo de macroinvertebrados consumidores secundarios y terciarios que son depredadores de estos pequeños copépodos.

Se observa que la abundancia de hembras ovígeras de *C. retrogressus* se ve positivamente influida por los valores altos de conductividad, aunque la relación no llega a ser estadísticamente significativa ($p=0,090$). Posiblemente, la producción de huevos tiene lugar ante condiciones de conductividad alta, relacionadas en general con la proximidad del momento de desecación de la laguna.

Pocas especies de pequeños branquiópodos son capaces de vivir en aguas hipersalinas, y el cladócero *Daphnia mediterranea* es una de ellas (Alonso, 1998). Se trata de una especie adaptada a vivir en este tipo de ambientes comunes en regiones áridas mediterráneas y fue descrita por Alonso (1985). Aparece en un rango muy amplio de condiciones de salinidad (1,5 a 600 meq/l). En Carralagroño, *D. mediterranea* presenta su máximo desarrollo en invierno, relacionándose inversamente su abundancia con la temperatura del agua ($p=0,099$) y estando influida por la estación ($p=0,072$), aunque en ninguno de los dos casos los resultados sean significativos. Es el primer cladócero que aparece en el ciclo hidrológico, por lo que se puede suponer que es de desarrollo rápido, y que prefiere temperaturas no demasiado altas.

Los demás cladóceros que aparecen en Carralagroño en el ciclo 2003/04 no muestran ninguna tendencia estadísticamente significativa respecto a su abundancia, pero aparecen en primavera o en primavera y verano, puesto que están asociados a la vegetación acuática, la cual usan como refugio y como fuente de alimento (perifiton)

(Margaritora, 1985). *Dunhevedia crassa* es un buen ejemplo de este comportamiento. Suele encontrarse en mayor medida en zonas bajas (Margaritora, 1985) y en lagunas pequeñas, poco profundas y temporales. Vive entre la vegetación, en el perifiton o en los fondos litorales. Prefiere las aguas cálidas, en muchos casos de carácter eutrófico (Amoros, 1984). En general, sus apariciones son esporádicas. En Carralagroño, como se ha detectado en otros sistemas temporales (Amoros, 1984), parece presentar un comportamiento dicíclico, con una abundancia elevada en primavera, una presencia mucho más reducida a finales del verano, y la ausencia total entre ambas campañas.

Los rotíferos habitan todo tipo de ambientes de agua dulce, salada y salobre. El género *Lecane* se describe como de vida litoral o perifítica, pudiendo ser visto entre la vegetación acuática de las riberas o entre el plancton (Braioni y Gelmini, 1983). Posiblemente, su escasa abundancia en Carralagroño se deba al estado degradado de la vegetación. También por este motivo aparece sólo en verano, cuando la vegetación se encuentra en su máximo desarrollo, y se relaciona con la concentración de nitrógeno total ($p < 0,05$), y con la temperatura del agua ($p = 0,062$), ambas máximas al final del ciclo.

4.4.3. Zoobentos

Para sobrevivir a las condiciones que imponen sistemas como Carralagroño, los organismos zoobentónicos adoptan diferentes estrategias. En primer lugar, las elevadas concentraciones iónicas del medio obligan a los insectos acuáticos a desarrollar mecanismos de excreción que les permitan mantener un balance adecuado de agua y sales (Merritt y Cummins, 1988). Pero sin duda, el rasgo más restrictivo de las lagunas salinas temporales es la sequía estival. En algún momento de su desarrollo, casi todos los insectos acuáticos pasan un período de tiempo fuera del agua. En muchas ocasiones, las fases larvarias son acuáticas y el estado adulto es terrestre. Cuando todo su ciclo vital tiene lugar en el agua, la existencia de huevos o formas larvarias de resistencia permite a los macroinvertebrados acuáticos almacenar energía o sobrevivir en condiciones desfavorables, como puede ser la salinidad extrema o la sequía estival. Estas adaptaciones del ciclo de vida permiten a las especies utilizar los períodos más favorables para su crecimiento, y a la vez acoplar su fase aérea o sus formas de resistencia al momento más adecuado según lo que les impone el medio en el que viven (Merritt y Cummins, 1988).

Las comunidades de macroinvertebrados asociadas a aguas saladas, temporales y de turbidez variable, como las de la laguna de Carralagroño, suelen ser bastante simples debido a la rigurosidad del ambiente. *Sigara selecta* y *Sigara stagnalis* son dos especies

de *Heteroptera* muy características dentro del zoobentos (Alonso, 1998), además de los ostrácodos *Heterocypris barbara inermis*, *Eucypris aragonica* y *Eucypris mareotica* (Baltanás *et al.*, 1990). Debido a la necesaria aclimatación de los organismos presentes en estos ambientes, se suele encontrar una diversidad de especies de macroinvertebrados reducida respecto a otros sistemas acuáticos de aguas dulces y permanentes.

Respecto a la variación estacional de la composición de especies de la comunidad de macroinvertebrados de Carralagroño, está relacionada con los ritmos de desarrollo de los diferentes grupos de invertebrados y las interacciones que se dan entre unos y otros en la red trófica. En los primeros momentos del ciclo hidrológico, en los meses de otoño, se da un valor medio de diversidad de dos taxones por campaña de muestreo. Los organismos presentes en estos momentos iniciales del ciclo son Dípteros y Ostrácodos, ambos de alimentación básicamente detritívora (Ghetti y McKenzie, 1981; Merritt y Cummins, 1988; Tachet, 2002), por lo que no tienen problemas para sobrevivir en esta primera fase. En la muestra de octubre de 2004 se detectan individuos de la familia *Corixidae*, concretamente de las especies *Sigara stagnalis* y *Cymatia rogenhoferi*, ya encontradas en la laguna en campañas previas (Gobierno Vasco, 1994). Estos organismos pueden considerarse consumidores secundarios, puesto que se alimentan de detritos y de pequeños crustáceos (Reynolds, 1975; Eriksson *et al.*, 1980; Murillo y Recasens, 1986; Stonedahl y Lattin, 1986; Reynolds y Scudder, 1987; Peckarsky *et al.*, 1990; Nieser *et al.*, 1994). A pesar de tratarse del primer mes del ciclo hidrológico, ésta constituye una situación especial puesto que en el verano de 2004 no se produjo el secado total de la cubeta, sino sólo un descenso en el nivel de las aguas, por lo que en la laguna permanecía en esta época la población zooplanctónica del ciclo anterior.

En los meses de invierno, con valores máximos de concentración de clorofila *a*, se produce un incremento medio de siete taxones respecto al otoño, situándose los valores de diversidad (9taxones) próximos ya al máximo primaveral (10,2) y a los valores del resto del ciclo. Aparecen ya más familias del grupo de los Dípteros, tanto consumidores primarios como secundarios, y algunas familias de Coleópteros. Dentro de este último grupo destacan individuos de la familia *Hydrophilidae* y del género *Enochrus*, cuyos adultos son consumidores primarios, mientras que las formas larvarias son depredadoras (Gordon y Post, 1965; Pirisinu, 1981; Merritt y Cummins, 1988; Tachet, 2002). También se detectaron individuos de la familia *Dytiscidae*, principalmente depredadores, y, con menor frecuencia, de las familias *Helophoridae* y *Elmidae*. Estos últimos son pacedores, se alimentan básicamente de perifiton y detritos. En lo que respecta a los *Helophoridae*, hay que diferenciar larvas de adultos. Las larvas son depredadoras de organismos acuáticos mientras que los adultos son consumidores primarios (Gordon y Post, 1965; Pirisinu, 1981; Merritt y Cummins, 1988; Tachet, 2002). Su desarrollo es posible gracias a que disponen ya en esta época de algo de que alimentarse en la laguna.

En primavera, además de contar con una abundancia zooplanctónica mayor, aparecen en la laguna los macrófitos acuáticos, que sirven de refugio y de fuente indirecta de alimento a los invertebrados. Se alcanza el valor máximo de diversidad de macroinvertebrados acuáticos en la laguna (10,2 taxones de media de las campañas mensuales de primavera). Surgen las primeras familias de Odonatos (fundamentalmente *Lestidae*) y se incrementa la diversidad de Heterópteros, sumándose a los *Corixidae*, más frecuentes en esta época, algunos individuos de la familia *Notonectidae*, del género *Notonecta*. Todos estos nuevos organismos que aparecen presentan una alimentación según la cual podrían ser considerados consumidores secundarios o terciarios (Carchini, 1983; Stonedahl y Lattin, 1986; Merritt y Cummins, 1988; Peckarsky *et al.*, 1990; Nieser *et al.*, 1994; Gilbert y Burns, 1999; Hampton y Gilbert, 2000; Tachet, 2002). En la última etapa del ciclo hidrológico, los meses de verano, se detectaron las familias más grandes de Odonatos (*Coenagrionidae* y *Libellulidae*) así como mayor presencia de *Notonectidae*. Estos son los organismos que por sus hábitos alimenticios van a ocupar las posiciones más elevadas de la red trófica de la laguna de Carralagroño.

A partir de los resultados del análisis cuantitativo de la comunidad zoobentónica, se constata también una aparición progresiva en la laguna de los organismos en función de su posición trófica.

4.4.4. Dinámica conjunta de la comunidad

La comunidad de Carralagroño varía a lo largo del ciclo hidrológico asociada a los cambios ambientales, pero también a las relaciones que se establecen entre unos compartimentos y otros. Al comienzo del ciclo, la actividad bacteriana es fundamental de cara a la movilización de nutrientes. A través de la descomposición de la materia orgánica procedente de los detritos del ciclo anterior, las bacterias ponen en circulación parte de los recursos necesarios para que la comunidad se ponga en marcha tras las primeras lluvias del otoño. En esta fase se da, además, un primer pico de desarrollo fitoplanctónico, que alcanza el valor máximo de biovolumen del ciclo hidrológico y que lleva asociado un incremento de la concentración de clorofila *a* en el agua. Uno de los grupos más importantes en esta fase son las Diatomeas, cuyo desarrollo provoca un descenso en la elevada concentración de sílice del comienzo del ciclo. En otoño e invierno, antes de que comiencen a brotar los macrófitos, y antes también de que la presencia de zooplancton suponga una influencia importante sobre el fitoplancton, es cuando tiene lugar el máximo desarrollo de las microalgas que lo forman. Además, es al final del invierno o al principio de la primavera cuando se desarrollan en la laguna las floraciones de clorofíceas filamentosas de la especie *Cladophora fracta*. Hasta entonces, el zooplancton está formado por algunos organismos que principalmente se encuentran

en sus fases juveniles y que no llegan a alcanzar abundancias muy elevadas. Respecto a los macroinvertebrados que constituyen el zoobentos de invierno, únicamente son consumidores primarios o detritívoros. El comienzo de la primavera viene marcado por la germinación de los macrófitos, en primer lugar del carófito *Chara connivens* y posteriormente de la fanerógama *Ruppia drepanensis*. El momento de mayor biomasa de macrófitos coincide aproximadamente con la profundidad máxima de la laguna. También se da un desarrollo muy acusado de algunas especies de zooplancton, que se sirven de los macrófitos como lugar de refugio y que pueden alimentarse del fitoplancton. Este efecto de pastoreo, unido al efecto de competencia de los macrófitos con el fitoplancton por los nutrientes, permite que en primavera se den los valores de abundancia y de biovolumen de fitoplancton mínimos del ciclo hidrológico. Asociados a la presencia de macrófitos, y a su actividad fotosintética, se observan los valores más elevados de pH y oxígeno disuelto del ciclo. Además, tanto la riqueza de especies, como la abundancia de macroinvertebrados por superficie, alcanzan en primavera sus valores más elevados del ciclo hidrológico. Los macroinvertebrados zoobentónicos que van apareciendo en la laguna, pertenecen a grupos tróficos sucesivamente más elevados. Al llegar el verano, con la decadencia de los macrófitos, asociada al aumento de salinidad y temperatura y al descenso de profundidad, se produce un nuevo repunte del fitoplancton, esta vez con una composición diferente, que alcanza los valores máximos de abundancia y los segundos más elevados de biovolumen del ciclo hidrológico. Este pico de desarrollo algal se asocia de nuevo a elevadas abundancias de zooplancton, en este caso de grupos diferentes a los de primavera, que ejercen su pastoreo selectivo sobre las algas, y que también podrían asociarse a la presencia de formaciones importantes del fitobentos del que algunas especies se alimentan. Finalmente, cuando la laguna se seca, quedan en espera en el sedimento, inmersos en la costra de sal, las esporas y las semillas de los productores primarios, así como los huevos de resistencia de los consumidores del zooplancton. Junto a ellos, los detritos procedentes de los organismos del ciclo que finaliza, que servirán como fuente de materia y energía para el ciclo posterior.

4.5. Conclusiones

- Las especies que constituyen la biota de la laguna de Carralagroño presentan mecanismos para adaptarse a los cambios, así como para sobrevivir temporalmente en condiciones adversas.
- El bacterioplancton que se encuentra en Carralagroño es más abundante en las primeras fases del ciclo hidrológico, cuando hay una mayor disponibilidad de materia orgánica procedente de los detritos del ciclo anterior.
- Las abundancias máximas de fitoplancton y las concentraciones máximas de clorofila *a* se dan en otoño e invierno, y las mínimas en primavera. La clase *Chlorophyceae* es la más importante en la laguna en cuanto a la abundancia de células del fitoplancton durante la mayor parte del tiempo. Respecto al número de especies, la clase *Bacillariophyceae* es la que alcanza valores más elevados del conjunto de la población fitoplanctónica, así como la que presenta un mayor biovolumen medio. Su diversidad hace posible el reclutamiento de especies en condiciones favorables y el reemplazo de unas por otras a medida que las condiciones varían. Algunas son especies de costumbres bentónicas que forman parte del plancton en determinadas condiciones (ticoplancton). La clase *Chrysophyceae* también resulta muy importante, tanto en abundancia como en biovolumen total.
- En primavera, la presencia de macrófitos y el pastoreo de algunos grupos zooplanctónicos muy abundantes, podrían determinar la composición y reducir la abundancia del fitoplancton en Carralagroño. En verano, la decadencia de los macrófitos, los altos valores de salinidad y el pastoreo selectivo de las especies estivales de zooplancton, contribuirían a un cambio en la composición del fitoplancton, pasando a dominar, junto a *Chlorophyceae*, grupos menos frecuentes en la laguna como *Cyanobacteria* o *Prymnesiophyceae*.
- *Navicula* y *Nitzschia* son los dos géneros más abundantes en el fitobentos de Carralagroño. Ambos se asocian con la presencia de limos, contaminación con nutrientes, valores de pH básico y conductividades elevadas. Son pequeñas, móviles y de rápido crecimiento, por lo que su capacidad de colonización es muy elevada, lo que supone una ventaja en un ambiente como Carralagroño. Otros taxones frecuentes en el fitobentos de Carralagroño, como *Achnantes minutissima* o *Cocconeis placentula* son cosmopolitas, de rápido crecimiento, y están asociados con ambientes que presentan estrés físico y químico continuos.
- La vegetación de ribera de Carralagroño, muy reducida por la presencia de los cultivos en el entorno de la cubeta, está compuesta por formaciones de *Salicornia ramosissima* en el perímetro de la laguna y helófitos como *Scirpus*

maritimus, *Juncus maritimus* y *Phragmites australis* en las orillas. En el interior de la cubeta se encuentra una comunidad adaptada a las condiciones de salinidad y temporalidad compuesta por la fanerógama *Ruppia drepanensis*, que estuvo presente en todos los ciclos entre 2001 y 2007, y por los carófitos *Chara connivens*, *Chara galioides*, y *Lamprothamnium papulosum*, que fueron alternándose en la laguna durante los ciclos estudiados, en función de la hidrología y condiciones de salinidad. Durante la primavera de todos los ciclos estudiados, se detectó la presencia de formaciones tipo *bloom* de la clorofícea filamentosa *Cladophora fracta*, que ocuparon más de un 75% de la superficie de la laguna.

- Respecto a la evolución de la biomasa de macrófitos a lo largo de un ciclo, éstos recurren a un crecimiento acelerado inicial para alcanzar una biomasa con mayor capacidad productiva y reproductiva. En verano, la producción de un gran número de propágulos resistentes en poco tiempo les permite sobrevivir hasta el siguiente ciclo hidrológico.
- Las especies que constituyen el zooplancton de Carralagroño son capaces de soportar salinidades elevadas. Se alimentan sobre todo de detritos, bacterias y algas del fitoplancton y fitobentos. Las dos especies de copépodos presentes, *Arctodiaptomus salinus* y *Cletocampus retrogressus*, alternan sus abundancias máximas a lo largo del ciclo hidrológico. La primera es dominante en primavera, mientras que la segunda presenta abundancias máximas en verano.
- *Daphnia mediterranea* presenta su máximo desarrollo en invierno. Es el primer cladócero que aparece en el ciclo hidrológico, es de crecimiento rápido, y prefiere temperaturas no demasiado altas. Los demás cladóceros (*Dunhevedia crassa* y *Alona salina*) aparecen en primavera o en primavera y verano, puesto que están asociados a la vegetación acuática, la cual usan como refugio y como fuente de alimento (perifiton). El rotífero *Lecane lamellata* es escaso en Carralagroño debido probablemente al estado degradado de la vegetación que debe servirle como refugio.
- La variación estacional de la composición de especies de la comunidad de macroinvertebrados de Carralagroño está relacionada con los ritmos de desarrollo de los diferentes grupos de invertebrados y con las interacciones que se dan entre unos y otros en la red trófica. La diversidad se incrementa hasta un máximo primaveral, y la red trófica que constituyen los organismos del zoobentos se va completando con la aparición progresiva de las diferentes especies, comenzando por los consumidores primarios y terminando por los grandes consumidores terciarios, a medida que avanza el ciclo hidrológico. Este proceso se ve influido también por la dinámica de los productores primarios de la laguna.

SEGUNDA PARTE: FUNCIONAL

5. ASIMILACIÓN DE CARBONO Y NITRÓGENO

6. EFECTOS DE LA ADICIÓN DE NUTRIENTES

7. INTERCAMBIO DE NUTRIENTES SEDIMENTO-AGUA

8. REDES TRÓFICAS

5. ASIMILACIÓN DE CARBONO Y NITRÓGENO

5.1. Introducción

5.1.1. Justificación

El objetivo principal del trabajo reflejado en este capítulo es cuantificar la asimilación de carbono y nitrógeno inorgánicos que tiene lugar en la laguna de Carralagroño, y dilucidar el papel que cada uno de los productores primarios ejerce en este proceso. A través del estudio e interpretación de esta variable, se pretenden integrar los aspectos fisicoquímicos y biológicos del humedal estudiados en capítulos anteriores.

Respecto a la actividad de los diferentes productores primarios, algunos trabajos hablan de cambios relativos a la dominancia de unos u otros como algo aceptado para las lagunas someras de agua dulce con cierto grado de eutrofización. Estos cambios frecuentemente se relacionan con los dos estados alternativos y estables que se reconocen en este tipo de ecosistemas: “aguas claras” con predominio de macrófitos y “aguas turbias” con predominio del fitoplancton (Scheffer *et al.*, 1993; Scheffer *et al.*, 2001; Blindow *et al.*, 2006). Autores como Valdeboncoeur *et al.*, 2001 o Liboriussen y Jeppesen, 2003, demostraron que el cambio de aguas turbias a claras se caracteriza por ir acompañado de un cambio en la dominancia de los productores primarios y de una compleja reestructuración de las redes tróficas. Moss, en un artículo de 1994, comparando lagos salobres con lagos de agua dulce del Este de Inglaterra, observó que ambos caen en el mismo y ya mencionado patrón de cambio de un estado de dominancia de macrófitos a otro de dominancia de fitoplancton, aunque a través de diferentes mecanismos. Mientras en las aguas dulces la concentración de nutrientes es clave para este cambio, en los sistemas salobres lo que parece provocarlo es un incremento de salinidad a concentraciones intermedias de nutrientes (Moss, 1994). Otros autores (Davis *et al.*, 2003 y Strehlow *et al.*, 2005) identifican cuatro estados alternativos de equilibrio, añadiendo a los anteriores un estado de aguas claras dominado por comunidades microbianas bentónicas y uno de aguas turbias que viene dado por la resuspensión del sedimento o por la formación de coloides no solubles en cubetas con fondos compuestos por arcillas o margas (Alonso, M. 1998). En este contexto, se habla del efecto combinado de la salinidad y de variables hidrológicas sobre los ciclos de vida y las estrategias competitivas de las comunidades como el causante de los cambios de régimen (Sim *et al.*, 2006b). Al mismo tiempo, se considera que la desecación de las lagunas temporales descarta para ellas este modelo de

regímenes alternativos, ya que previene el desarrollo de los fuertes mecanismos de retroalimentación positiva necesarios. Parece que, debido a la complejidad del funcionamiento de los humedales temporales, el modelo de los estados alternativos no es un modelo que se ajuste perfectamente a este tipo de sistemas (Angeler *et al.*, 2007). Por todo ello, resulta interesante buscar patrones de cambio o alternancia funcional entre los diferentes productores primarios de la laguna salina de Carralagroño, y comprobar a qué tipo de variables responden dichos cambios.

Como punto de partida, se plantea la hipótesis de que en la laguna de Carralagroño se produce una sucesión funcional entre los productores primarios, mediada por el hidroperíodo, la disponibilidad de luz y la presencia de nutrientes. Nuestra hipótesis no contempla la alternancia de estados de equilibrio, sino simplemente variaciones en la contribución a la producción primaria de las diferentes fracciones que coexisten en el ecosistema.

5.1.2. Isótopos estables

Los isótopos son átomos de idéntica naturaleza química y espectro óptico, pero de distinta masa. En la naturaleza no sólo se encuentran los 90 elementos naturales, sino sus correspondientes 1300 núclidos (núcleo de un átomo caracterizado por un número atómico y un número másico) naturales conocidos. De ellos, sólo 274 son estables, es decir, no son radiactivos de forma apreciable.

Los experimentos con isótopos estables se han venido utilizando en limnología para profundizar en aspectos muy diversos, en muchos casos relacionados con la producción o con los ciclos de nutrientes. Los más utilizados son los de H, C, N, O y S, ya que poseen ciertas ventajas:

- Son muy abundantes en la naturaleza,
- existen diferencias grandes de masa entre sus isótopos,
- poseen bajos pesos atómicos, que hacen que el fraccionamiento isotópico sea más apreciable,
- presentan varios estados naturales de oxidación,
- forman tipos de enlace muy diversos,
- el isótopo ligero es mucho más abundante que el pesado.

Algunos autores (Kritzberg *et al.*, 2004; Cole *et al.*, 2002.; Solomon *et al.*, 2007) han utilizado el ^{13}C como marcador para evaluar la importancia de la producción primaria del sistema respecto al Carbono autóctono en las cadenas tróficas. En el trabajo de Peterson, en 1999, se realiza una revisión acerca del uso de los isótopos estables como el ^{13}C o el ^{15}N como trazadores en las cadenas tróficas.

En otros trabajos se utilizan las incubaciones con isótopos estables pesados de carbono (^{13}C) y de nitrógeno (^{15}N) para obtener información acerca de las tasas de producción primaria y de captación de nitrógeno. En un caso se analiza la actividad del *bloom* de cianobacterias de los arrozales de Valencia (Ariosa *et al.*, 2006) y en el otro la de los tapetes microbianos de los ecosistemas de agua dulce de la Antártida marítima (Fernández-Valiente *et al.*, 2007). El procedimiento consiste en incubar a los productores primarios en medios enriquecidos con los diferentes isótopos estables (^{13}C y ^{15}N), y medir posteriormente los niveles de abundancia relativa de los mismos en sus tejidos.

En el presente capítulo, a través de incubaciones mensuales de los diferentes productores primarios de la laguna de Carralagroño con compuestos de los isótopos estables pesados de C y N (^{13}C y ^{15}N), se pretenden evaluar las tasas de producción primaria y captación de nitrógeno de todos ellos a lo largo de un ciclo hidrológico (2003/2004).

Para alcanzar el objetivo general de conocer a fondo la producción primaria y la captación de nitrógeno en Carralagroño, se abordaron tres aspectos principales. En primer lugar, se cuantificó la incorporación de carbono y nitrógeno que tiene lugar por parte de los diferentes productores primarios durante un ciclo hidrológico completo, comparando la actividad de los distintos organismos y evaluando las variaciones que tienen lugar a lo largo del ciclo. Posteriormente, se caracterizó la respuesta de las diferentes fracciones de productores primarios a la variación en las condiciones de irradiancia, trazando e interpretando las curvas PI (fotosíntesis vs irradiancia) y calculando los parámetros fotosintéticos correspondientes. Finalmente, se estudió la incorporación de compuestos inorgánicos de nitrógeno en condiciones de luz y oscuridad. Además, se relacionaron dichos resultados de asimilación de carbono y nitrógeno con las condiciones fisicoquímicas del humedal y con los ciclos de vida y las características fisiológicas de los organismos previamente estudiados. Todo ello para los diferentes productores primarios y durante un ciclo hidrológico completo.

5.2. Metodología

5.2.1. Asimilación de Carbono y Nitrógeno inorgánicos.

5.2.1.1. Los isótopos estables aplicados a la asimilación de nutrientes.

Los isótopos estables constituyen interesantes herramientas de trabajo para conocer los intercambios de nutrientes que tienen lugar en los ecosistemas. Durante las incubaciones en agua artificialmente enriquecida en los isótopos pesados, los organismos asimilan una cantidad determinada de carbono y de nitrógeno que se puede medir comparando la composición isotópica final de sus tejidos con la abundancia isotópica natural presente en los mismos antes de la incubación.

En este tipo de análisis, para expresar la composición isotópica de una muestra se suele emplear el porcentaje de abundancia relativa del isótopo sobre el total del elemento. Por ejemplo, para el nitrógeno se tendría:

$$\% \text{ de abundancia relativa del isótopo} = \frac{N^{\circ} \text{at } ^{15}\text{N}}{N^{\circ} \text{at } ^{15}\text{N} + N^{\circ} \text{at } ^{14}\text{N}} * 100 (\%)$$

Esta abundancia relativa se compara con la abundancia natural del isótopo pesado de la muestra sin incubar y se refiere al tiempo y al porcentaje del isótopo pesado añadido para obtener el dato de tasa de incorporación de carbono o de nitrógeno.

Para obtener la medida de la abundancia relativa del isótopo pesado se emplea un equipo denominado espectrómetro de masas. Los hay de varios tipos, y se diferencian sobre todo por su fuente de ionización. En el laboratorio de Isótopos estables del Servicio Interdepartamental de Investigación de la Universidad Autónoma de Madrid, se emplea uno del tipo IRMS (Isotope Ratio Mass Spectrometer), perteneciente a la familia de los “Gas Source Mass Spectrometer”. Los IRMS se caracterizan, con respecto a otros, por su gran estabilidad de medida, más que por su sensibilidad, resolución o rapidez. Concretamente, se utiliza un espectrómetro de masas Micromass Cf-Isochrom de sector magnético, que analiza las relaciones isotópicas $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ en CO_2 y N_2 de las muestras mediante un analizador elemental Carlo Erba 1108-Chns de flujo continuo. El principio físico consiste en que una vez formados los iones de masa “m” procedentes de la muestra en la fuente de ionización (en general mediante “impacto electrónico”) son acelerados por un gradiente de potencial “V”, proporcionándoles una energía cinética: $eV = 1/2mv^2$, donde “e” es la carga del ión y “v” su velocidad. Los iones viajan con una trayectoria circular cuyo radio es menor para los iones ligeros y mayor para los pesados, lo que hace posible que se recojan en colectores diferentes. Las medidas isotópicas se hacen por conteo electrónico y comparando

intensidades entre los picos de la muestra y una referencia de composición conocida. Se emplean patrones internacionales, que definen el valor $\delta=0$ frente al que se comparan el resto de relaciones isotópicas, y también estándares internos. Un material con δ positivo está enriquecido en el isótopo pesado respecto al patrón internacional.

Patrones internacionales:

$\delta^{13}\text{C}$: Fósil “Pee Dee Belemnite” (PDB): Agotado hace varias décadas, sustituido por V-PDB (Viena- Pee Dee Belemnite), define la relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$.

$\delta^{15}\text{N}$: Nitrógeno del aire, define la relación $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$.

5.2.1.2. Diseño experimental.

Para evaluar la captación de carbono y de nitrógeno inorgánicos que tuvo lugar por parte de los productores primarios en la laguna de Carralagroño durante el ciclo hidrológico 2003/2004, y la aportación a la misma de los distintos grupos de productores primarios, se empleó la metodología que se detalla a continuación.

Se realizaron incubaciones mensuales de los diferentes grupos o fracciones de productores primarios (fitoplancton, fitobentos, *Ruppia drepanensis*, *Chara connivens*, bloom de *Cladophora fracta*) con compuestos químicos que contenían isótopos pesados estables de carbono ($\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$) y de nitrógeno ($(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ (98% de átomos de ^{15}N) y K^{15}NO_3 (99,9% de átomos de ^{15}N)), basándose en el método de isótopos estables descrito por Ariosa y col., (2006) y por Muñoz y col., (2009), y tal como se observa en la tabla 5.1.

Tabla 5.1. Productores primarios incubados en cada fecha para el experimento.

FECHA	PRODUCCIÓN PRIMARIA Y CAPTACIÓN DE N	
	PRODUCTORES	ISÓTOPOS
28-11-03	FITOPLANCTON Y FITOBENTOS	C, NO ₃ Y NH ₄
07-03-04	FITOPLANCTON Y BLOOM <i>CLADOPHORA</i>	C, NO ₃ Y NH ₄
24-04-04	FITOPLANCTON, <i>CHARA</i> , FITOBENTOS Y <i>RUPPIA</i>	C, NO ₃ Y NH ₄
02-06-04	FITOPLANCTON, <i>CHARA</i> , FITOBENTOS Y <i>RUPPIA</i>	C, NO ₃ Y NH ₄
01-07-04	FITOPLANCTON, <i>CHARA</i> , FITOBENTOS Y <i>RUPPIA</i>	C, NO ₃ Y NH ₄
07-08-04	FITOPLANCTON, FITOBENTOS Y <i>RUPPIA</i>	C, NO ₃ Y NH ₄

En el ciclo hidrológico 2003/04 se produjo la inundación de la laguna en el mes de octubre de 2003. La primera incubación se realizó a finales de noviembre, un mes después. En los meses posteriores, a lo largo del invierno, se visitó en varias ocasiones

la laguna con la intención de realizar el experimento, pero debido a las condiciones meteorológicas, y a los consiguientes valores de irradiancia que se creyeron demasiado bajos, la siguiente incubación no se llevó a cabo hasta comienzos del mes de marzo. A partir de ese momento, las incubaciones fueron aproximadamente mensuales hasta el momento de la desecación de la laguna. De este modo, se tuvieron finalmente resultados de producción de las cuatro estaciones. Al tratarse de una laguna temporal, a lo largo del ciclo hidrológico se produjeron cambios en cuanto a la presencia y abundancia de las distintas fracciones de productores primarios, es decir, no todos los productores primarios estuvieron presentes en todos los momentos del ciclo hidrológico. Por este motivo, las fracciones que se incubaron en cada campaña mensual variaron, siendo el fitoplancton el único productor que se incubó todos los meses.

Para cada uno de los isótopos y cada uno de los grupos de productores se establecieron varios niveles de la variable “luz incidente” o “irradiancia”. Para el isótopo de carbono, 5 niveles: Luz total (L), Oscuridad (O), 27,4% de irradiancia (27%), 9,3% de irradiancia (9%) y 2,4% de irradiancia (2%); y para los dos compuestos del isótopo de nitrógeno (NO_3^- y NH_4^+), dos niveles: Luz total (L) y Oscuridad (O).

Tabla 5.2. Correspondencias entre el número de capas de malla empleadas y la proporción de luz que se transmite.

Número de capas de malla	0	2	4	6	opaco
Factor de transmisión de luz	1	0,274	0,093	0,024	0

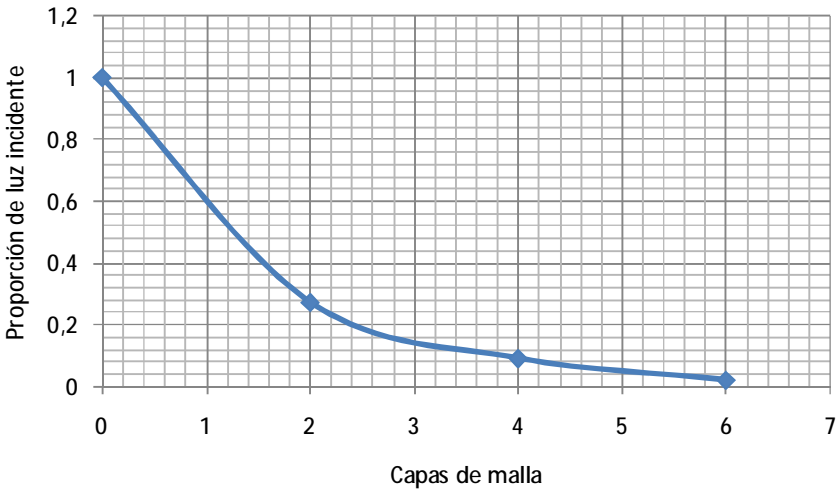


Figura 5.1. Proporción de luz incidente que atraviesa los distintos números de capas de malla colocadas a modo de atenuantes de la luz.

Para atenuar la luz incidente, se empleó malla de mosquitera de polipropileno de color gris de 1mm de poro. Poniendo 2, 4 y 6 capas de malla tenía lugar la transferencia de un porcentaje de la irradiancia del 27,4%, 9,3% y 2,4%, respectivamente. Las correspondencias entre el número de capas de malla y la proporción de irradiancia que llegaba a las muestras se representan en la figura 5.1. Para la incubación en oscuridad, se cubrieron las bolsas de incubación con papel de aluminio. A su vez, para cada productor, cada compuesto isotópico y cada nivel de luz, se pusieron a incubar tres réplicas.

Para las incubaciones se emplearon bolsas de tipo Whirl-Pak de tres tamaños diferentes en función del tipo de organismo a incubar (21,5x15cm, 16,5x9,5cm y 8x5cm). En ellas se introdujo, en cada caso, una cantidad previamente pesada o medida del productor en cuestión, un volumen concreto de agua de la laguna y cierta cantidad del compuesto isotópico correspondiente (tabla 5.3). En este caso, se empleó agua de la laguna sin filtrar. No fue necesario hacerlo, puesto que en el procesado posterior a la incubación de las muestras únicamente se analizó la composición isotópica de los tejidos de macrófitos o de fitobentos incubados en las bolsas. Una vez cerradas y marcadas las bolsas correctamente, se colocaron en la zona de orilla de la laguna, sujetas al sedimento, envolviéndolas previamente en el número de capas de malla que correspondiera (figura 5.2).



Figura 5.2. Preparación de las bolsas para la incubación y colocación de las bolsas en la orilla de la laguna durante la incubación.

Durante todo el experimento se llevó a cabo un registro, cada 10 minutos aproximadamente, de la densidad de flujo electrónico o irradiancia instantánea en el aire a través de un cuantómetro colocado junto a la zona de incubación. También se anotaron los tiempos y horas de incubación de cada una de las muestras. Aproximadamente se incubaron durante tres horas. Todos estos datos relacionados con

la cantidad de fotones recibida por las muestras, se registraron con el objetivo de emplearlos para trazar las curvas PvsI, cuya utilidad y fundamento se explicarán más adelante. Una vez transcurrido el tiempo de incubación, se sacaron las bolsas del agua y se procedió a fijarlas con los reactivos que se indican en la tabla 5.4.

Tabla 5.3. Resumen del contenido y preparación de las bolsas.

Fracción productora	Fitoplancton		
Compuesto Isotópico	NaH ¹³ CO ₃	K ¹⁵ NO ₃	(¹⁵ NH ₄) ₂ SO ₄
Luz incidente	L,2,4,6,O	L,O	L,O
Volumen de agua (ml)	100		
Productor	fitoplancton del agua		
Volumen isótopo	2ml (40g/l)	2ml (100g/l)	2ml (100g/l)
Número de bolsas	15	6	6
Tamaño de bolsa (cm)	intermedio (16,5x9,5)		
Fracción productora	Fitobentos		
Compuesto Isotópico	NaH ¹³ CO ₃	K ¹⁵ NO ₃	(¹⁵ NH ₄) ₂ SO ₄
Luz incidente	L,2,4,6,O	L,O	L,O
Volumen de agua (ml)	10		
Productor	core de sedimento de 15mm		
Volumen isótopo	200µl (40g/l)	200µl (100g/l)	200µl (100g/l)
Número de bolsas	15	6	6
Tamaño de bolsa (cm)	pequeño (8x5)		
Fracción productora	Macrófitos		
Compuesto Isotópico	NaH ¹³ CO ₃	K ¹⁵ NO ₃	(¹⁵ NH ₄) ₂ SO ₄
Luz incidente	L,2,4,6,O	L,O	L,O
Volumen de agua (ml)	250		
Productor	fracción pesada de <i>Ruppia</i> o <i>Chara</i>		
Volumen isótopo	2ml (40g/l)	2ml (100g/l)	2ml (100g/l)
Número de bolsas	15x2	6x2	6x2
Tamaño de bolsa (cm)	grande (21,5x15)		

Posteriormente, se realizó el procesamiento de las muestras en el laboratorio. Las muestras de fitoplancton se filtraron a través de filtros de fibra de vidrio Whatman GFF. El tratamiento posterior de dichos filtros, así como de las muestras de las otras fracciones consistió básicamente en su lavado, secado y pesado. Mediante el lavado se pretendía asegurar la retirada de los epífitos o de los fragmentos de *Cladophora fracta* de las muestras de macrófitos, así como la eliminación de los posibles restos de los compuestos empleados para la incubación que no hubieran sido incorporados a los tejidos de los productores. El secado se realizó en el interior de una estufa a 80°C durante 24h. El posterior homogeneizado mediante mortero de ágata se llevó a cabo para todas las fracciones excepto para el fitoplancton, que se encontraba retenido en los filtros GFF. Éstos, junto con las muestras homogeneizadas del resto de las fracciones, se enviaron a analizar al Laboratorio de Isótopos Estables del Servicio Interdepartamental de Investigación de la UAM, donde se procedió a medir el contenido en los distintos

isótopos de cada muestra, así como el porcentaje total de carbono y de nitrógeno en las muestras.

Para poder conocer la cantidad de cada uno de los compuestos isotópicos que fue incorporada por los organismos durante el experimento, hubo que medir la cantidad de estos isótopos que contienen los productores en sus células de manera natural (abundancia natural). Con este objetivo se tomaron, en cada campaña del experimento, muestras de cada productor que se procesaron (secado y homogeneización) sin haber sido incubadas previamente.

Tabla 5.4. Procesado de muestras tras la incubación. Fijación y preparación para su tratamiento en el Laboratorio de Isótopos Estables (SIDI, UAM).

Fracción productora	Fitoplancton	
Compuesto Isotópico	$\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$	K^{15}NO_3 $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$
Fijación	HCl+reposo+NaOH	Formol
Tratamiento posterior	filtrado en GFF+lavar+secar	
Fracción productora	Fitobentos	
Compuesto Isotópico	$\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$	K^{15}NO_3 $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$
Fijación	HCl+reposo+NaOH	Formol
Tratamiento posterior	decantar+lavar+secar y homogeneizar	
Fracción productora	Macrófitos	
Compuesto Isotópico	$\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$	K^{15}NO_3 $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$
Fijación	HCl+reposo+NaOH	Formol
Tratamiento posterior	lavar+secar+homogeneizar	

Los valores de porcentaje total de carbono y nitrógeno de las muestras de fitoplancton sin incubar, necesarios para calcular los valores de POC y de NOC, se midieron en el laboratorio de Análisis Elemental del Servicio Interdepartamental de Investigación de la UAM, procesando tres fragmentos circulares de 5mm de diámetro de cada filtro GFF. Los porcentajes de carbono y nitrógeno de todas las demás fracciones se midieron en el Laboratorio de Isótopos estables.

Los cálculos de incorporación de ^{13}C y de ^{15}N se realizaron mediante la siguiente fórmula (para los cálculos de ^{13}C sustituir ^{15}N por ^{13}C y DIN por DIC en la fórmula):

Tasa de Incorporación específica de N ó C (V_N ó V_C): Unidades en h^{-1}

$$V_N \text{ ó } V_C = \frac{\% \text{ } ^{15}\text{N muestra} - \% \text{ } ^{15}\text{N blanco (abundancia natural)}}{(((^{15}\text{N añadido}/^{15}\text{N añadido} + \text{DIN}) * 100) - \% \text{ } ^{15}\text{N blanco}) * \text{Tiempo incubación}} (h^{-1})$$

Tasa de fijación de N ó C (ρ_N ó ρ_C):

$$\rho_N \text{ ó } \rho_C = \text{PON ó POC} * V_N \text{ ó } V_C$$

donde PON (nitrógeno orgánico particulado) = % N total en la muestra * peso seco /100

Las unidades de ρ_N dependen de las unidades de PON. Si PON está en mg N, dividido por la unidad de hábitat correspondiente (m^2 , ml, gps, etc.), ρ_C vendrá expresado $mg \text{ N} \cdot h^{-1}$, y dividido por dicha unidad de hábitat.

El cálculo de POC y PON se hizo de manera diferente para los diferentes productores. En el caso del fitoplancton, el dato se expresó en mgC ó mgN/ml , en el fitobentos, en mgC ó mgN/cm^2 , y para *Chara*, *Ruppia* y *Cladophora fracta*, en mgC ó mgN/gps . Posteriormente, y teniendo en cuenta la profundidad de la laguna y las relaciones peso/superficie medidas para *Chara*, *Ruppia* y *Cladophora fracta*, todos los datos de ρ_C y ρ_N se llevaron a las mismas unidades (mgC ó mgN/m^2h) para que fuera posible su comparación. Del mismo modo, partiendo de las concentraciones de clorofila *a* del agua y del sedimento, y de la biomasa de las fracciones macroscópicas, se referenciaron las asimilaciones a clorofila *a* (fitoplancton y fitobentos) y a peso seco (macrófitos y *Cladophora*). Los datos de clorofila *a* utilizados para el fitoplancton fueron los mismos que se mostraron en el capítulo 4. En el caso del fitobentos, se extrajeron los pigmentos mediante cuatro ciclos de sonicado con acetona y centrifugado, y se midió posteriormente la absorbancia en el espectrofotómetro.

Para inferir como variaba la producción primaria a lo largo del día (dado que la luz disponible variaba a lo largo de éste) y a lo largo del año, era necesario conocer previamente las características fotosintéticas de los organismos. Para ello, se analizó la

actividad fotosintética controlando la intensidad luminosa que llegaba a las células, en lo que se denominan curvas de fotosíntesis frente a irradiancia (curvas PvsI).

Con este tipo de curvas lo que se pretende, en general, es conocer las características fotosintéticas de la comunidad: por ejemplo, saber cuánta luz necesita una fracción determinada de productores primarios para que la fotosíntesis se sature o cómo de eficaces son los fotosistemas en el proceso. Además, con este tipo de aproximaciones es posible inferir cómo varía la producción primaria debido a la mayor o menor turbidez, o incluso estimar la entrada de carbono a lo largo del año. Por todo esto, las curvas PvsI se muestran como una herramienta muy útil en ecología acuática (Kirk, 1994).

La medida de “irradiancia” correspondiente a cada nivel de luz empleado en el experimento se obtuvo calculando en primer lugar la cantidad de fotones recibidos en cada caso durante la incubación. Para ello, hubo que hacer el promedio de irradiancia para cada período de 10 minutos del experimento empleando las irradiancias instantáneas medidas por el cuantómetro durante todas las campañas del mismo. Estas irradiancias medias se multiplicaron por el tiempo de cada período, obteniéndose la cantidad de fotones por metro cuadrado. Estas cantidades se sumaron para obtener el total de fotones por metro cuadrado del período de incubación total de una muestra concreta, que se dividió entre el tiempo total de incubación en cada caso. Por último, se multiplicó por los factores de transmisión de luz correspondientes al efecto de tamizado de los distintos números de capas de malla, que se exponen en la tabla 5.2 y en la figura 5.1. El dato final se expresó en micromoles de fotones por metro cuadrado y por segundo.

Los resultados de todas estas operaciones se emplearon, emparejados con los datos de producción primaria correspondientes, para construir las curvas PvsI relativas a cada fracción y a cada momento del ciclo hidrológico.

Con estas curvas se pretendía comparar la potencialidad ecológica de las comunidades, así como su estado fisiológico, ya que los valores obtenidos dependían, por un lado, de la fracción dominante (que dependía normalmente del estado trófico de la masa de agua), y por otro lado de la situación fisiológica de los distintos grupos de productores.

Una vez representadas las curvas PvsI (figura 5.3), se procedió a calcular los parámetros fotosintéticos característicos de cada fracción en cada momento del ciclo hidrológico siguiendo la metodología de Platt y col. (1980). Éstos se calcularon en base a una única

curva construida con los valores promedio de los tres datos de asimilación por nivel de irradiancia medidos para cada fracción en cada campaña.

Se denomina alfa (α) a la eficiencia del aparato fotosintético en la transformación de energía lumínica en energía química, y se calcula como la pendiente de la parte ascendente lineal de la curva PvsI. Se trata de un parámetro teórico que permite conocer el estado fisiológico de la maquinaria fotosintética, independientemente de la luz que esté recibiendo en ese momento. P_m es la tasa fotosintética máxima que alcanza un organismo (en nuestro caso referida a superficie) y en adelante nos referiremos a P_m^B cuando dicha tasa fotosintética se exprese por unidad de clorofila (esto no se pudo hacer para los macrófitos, cuya producción se refirió en todo momento a superficie o a biomasa).

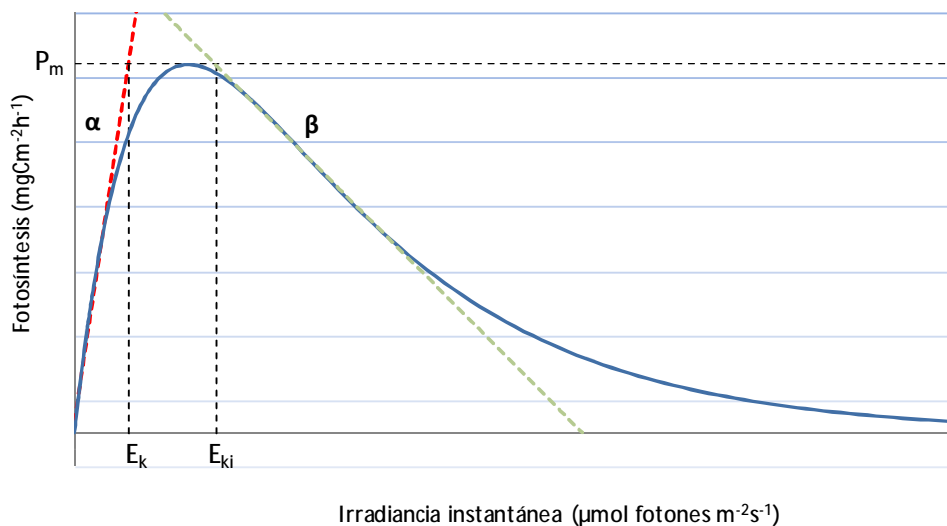


Figura 5.3. Curva PvsI teórica.

Es difícil localizar exactamente el valor de irradiancia (I) que corresponde al punto de saturación, ya que ésta aparece gradualmente. Para caracterizar dicha aparición se usa E_k , que es la irradiancia de saturación, es decir, la intensidad de luz por encima de la cual un organismo o fracción determinada no aumenta su producción, o dicho de otro modo, el valor de irradiancia (I) al que se alcanzaría la fotosíntesis máxima (P_m), si la fotosíntesis aumentase linealmente con la irradiancia. La manera más sencilla de calcularla es determinar el valor de irradiancia de la intersección entre la continuación de la parte lineal de la curva (línea roja discontinua, figura 5.3) y la asíntota horizontal de P_m . E_{ki} es la irradiancia de fotoinhibición, a partir de la cual la producción comienza

a bajar, porque el exceso de fotones afecta a la fisiología de los organismos. E_k^B y E_{ki}^B son los mismos parámetros calculados a partir de valores de fotosíntesis por unidad de clorofila *a*. Beta (β) es el parámetro que caracteriza la fotoinhibición que se produce si la irradiancia sigue aumentando a partir de la saturación. Es la relación entre la fotosíntesis específica y la irradiancia en la zona lineal descendente de la curva (línea verde discontinua), y sus unidades son las mismas que las de alfa (α) ((mgCh⁻¹)*(μ mol fotones s⁻¹)⁻¹). I_{im} (μ mol fotones m⁻²s⁻¹) es la irradiancia instantánea máxima recibida por cada fracción en cada campaña de incubación.

Partiendo de los valores de α , β y P_m^B o P_m , se emplearon una serie de ecuaciones matemáticas (Platt *et al.*, 1980 y Kirk, 1994) para ajustar los datos experimentales a una función exponencial a partir de la cual calcular los demás parámetros. Se trata de una ecuación empírica que permite describir la fotosíntesis como una única función continua desde valores mínimos de luz hasta los que provocan fotoinhibición:

$$P^B = P_s^B (1 - e^{-a}) e^{-b},$$

donde P^B es la fotosíntesis por unidad de clorofila *a*, $a = \alpha I / P_s^B$, y $b = \beta I / P_s^B$; P_s^B (fotosíntesis máxima si no hay fotoinhibición) es un parámetro que se relaciona con P_m^B a través de la ecuación $P_m = P_s^B [\alpha / (\alpha + \beta)] [\beta / (\alpha + \beta)]^{\beta/\alpha}$.

Una vez calculados los parámetros fotosintéticos de las diferentes fracciones en cada una de las campañas, se realizaron comparaciones estadísticas de los mismos mediante análisis de la varianza y pruebas de correlación de Pearson. El estudio estadístico de los parámetros fotosintéticos del conjunto global de fracciones se limitó a P_m , E_k y E_{ki} , que fueron los que se consideraron de interés ecológico tal como estaban referenciados a superficie. Los mismos parámetros referidos a clorofila *a* o a biomasa vegetal en gramos de peso seco se analizaron para comparar las fracciones en la misma línea pero por grupos (fitoplancton y fitobentos por un lado y macrófitos por otro). Con un interés más fisiológico, se compararon los parámetros fotosintéticos alfa y beta de *Chara connivens* y *Ruppia drepanensis* referenciados a peso seco.

Los resultados de asimilación de amonio y nitratos de las diferentes fracciones, en las diferentes campañas y en condiciones de luz y oscuridad, también se analizaron estadísticamente mediante análisis de la varianza y test de correlación de Pearson.

5.3. Resultados

5.3.1. Actividad fotosintética

El fitoplancton de la laguna de Carralagroño fue el productor primario que, durante la mayor parte del ciclo hidrológico observado, aportó una mayor cantidad de carbono a la producción primaria que tuvo lugar en el ecosistema. Se puede afirmar que la cantidad de carbono asimilado por las algas del plancton superó en un orden de magnitud a la que capturaron el resto de las fracciones del sistema (fitobentos, *Ruppia drepanensis* y *Chara connivens*) en casi todos los momentos observados (figura 5.4). Únicamente en dos de las campañas se vio superada la tasa fotosintética del fitoplancton. En un caso por las de las dos especies de macrófitos (abril) y en el otro por las de los macrófitos y el fitobentos (julio). Se registró un dato puntual muy alto de tasa fotosintética en presencia de luz directa por parte de *Cladophora fracta* en el mes de marzo. Sin embargo, más adelante se observará como en esa misma fecha el fitoplancton superó en tasa fotosintética a los flóculos de *Cladophora fracta* bajo condiciones de menor irradiancia.

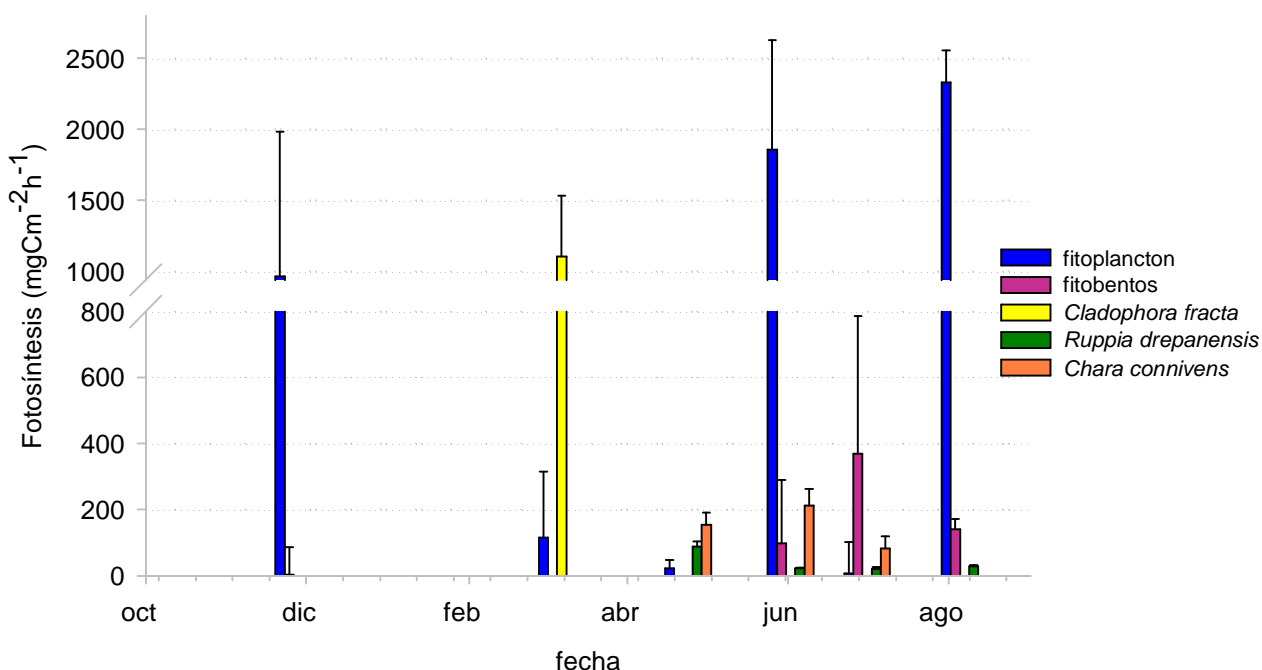


Figura 5.4. Tasa fotosintética por superficie en presencia de luz directa de los diferentes productores primarios de la laguna de Carralagroño a lo largo del ciclo hidrológico 2003/04.

Se realizaron varios análisis de la varianza para ver si existían diferencias significativas en función de la fracción estudiada o del momento del ciclo. Para ello, hubo que transformar la variable fotosíntesis mediante la función “ln” puesto que la distribución de los datos iniciales estaba sesgada a la derecha, alejándose significativamente ($p=0,016$) de una distribución normal según el test de Kolmogorov-Smirnov. Finalmente, las diferencias observadas en cuanto a fotosíntesis en presencia de luz directa no resultaron ser significativas para la totalidad del ciclo hidrológico en relación con ninguno de los factores estudiados (fracción y fecha). Sin embargo, se observaron diferencias al explorar los datos más en detalle.

Chara connivens siempre presentó valores de fotosíntesis por superficie en presencia de luz directa significativamente mayores ($p=0,030$) que los de *Ruppia drepanensis* (figura 5.5). Cuando se refirieron los datos de fotosíntesis a peso seco en vez de a superficie, la significación varió ($p=0,359$), pasando a no ser estadísticamente significativas las diferencias entre la fotosíntesis de ambos macrófitos (figura 5.5). Las diferencias entre la asimilación de carbono de fitoplancton y fitobentos no resultaron globalmente significativas ($p>0,05$), debido a que en la campaña del mes de julio la fotosíntesis del fitobentos fue más alta que la del fitoplancton (figura 5.4). A pesar de que esto sucedió únicamente en esta campaña, la tendencia general no fue significativa ($p=0,134$).

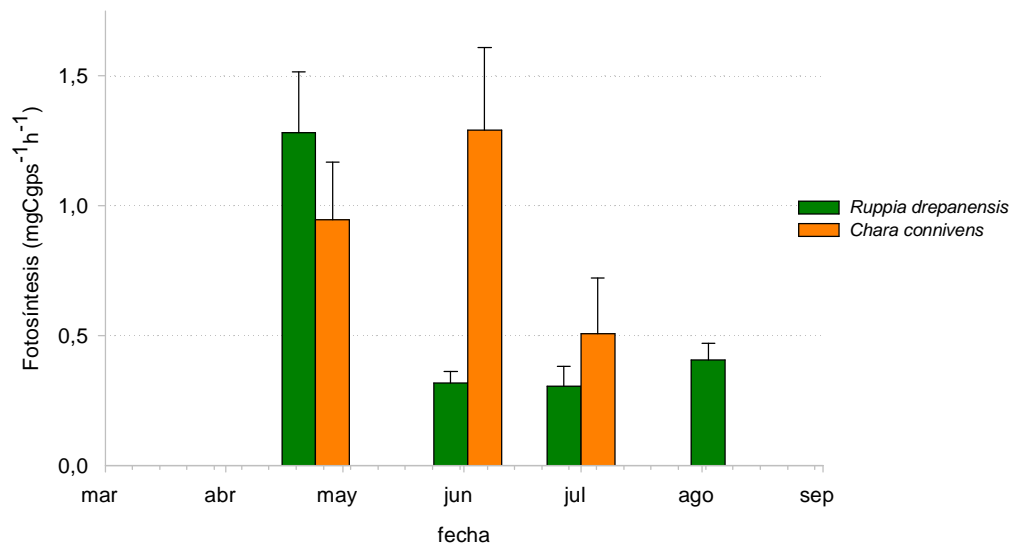


Figura 5.5. Tasa fotosintética por peso seco en presencia de luz directa de *Ruppia drepanensis* y *Chara connivens* en la laguna de Carralagroño a lo largo del ciclo hidrológico 2003/04

Por otra parte, puesto que el objetivo consistía en cuantificar la asimilación de carbono en la laguna, y el papel de los distintos organismos fotosintéticos en ella, era importante prestar atención a la presencia relativa de cada uno de los productores y a las variaciones de su biomasa a lo largo del ciclo hidrológico. Es evidente que un organismo con una tasa baja de fotosíntesis pero muy abundante puede contribuir en mayor medida a la producción total que otro con una tasa fotosintética mayor pero menos abundante en la laguna. Los datos estimados de biomasa total en la laguna de los diferentes organismos se muestran en la figura 5.6. Los valores de fitoplancton y fitobentos se calcularon a partir de los datos de clorofila *a* del agua y del sedimento y los de *Cladophora fracta*, *Ruppia drepanensis* y *Chara connivens* a partir del peso seco por unidad de superficie, teniendo en cuenta su cobertura aproximada en cada momento del ciclo y su persistencia a lo largo del mismo (tabla 5.5).

Tabla 5.5. Cálculos de biomasa total en la laguna de las dos especies de macrófitos durante el ciclo 2003/04.

mes	total macrófitos (gps/m ²)	<i>Chara connivens</i>			<i>Ruppia drepanensis</i>		
		% cobertura	biomasa (gps/m ²)	biomasa total laguna (t)	%cobertura	biomasa (gps/m ²)	biomasa total laguna (t)
abril	52,13	70%	36,49	3,36	30%	15,64	1,44
junio	67,69	40%	27,07	2,49	60%	40,61	3,74
julio	80,61	20%	16,12	1,48	80%	64,49	5,93
agosto	63,94	0%	0,00	0,00	100%	63,94	5,88

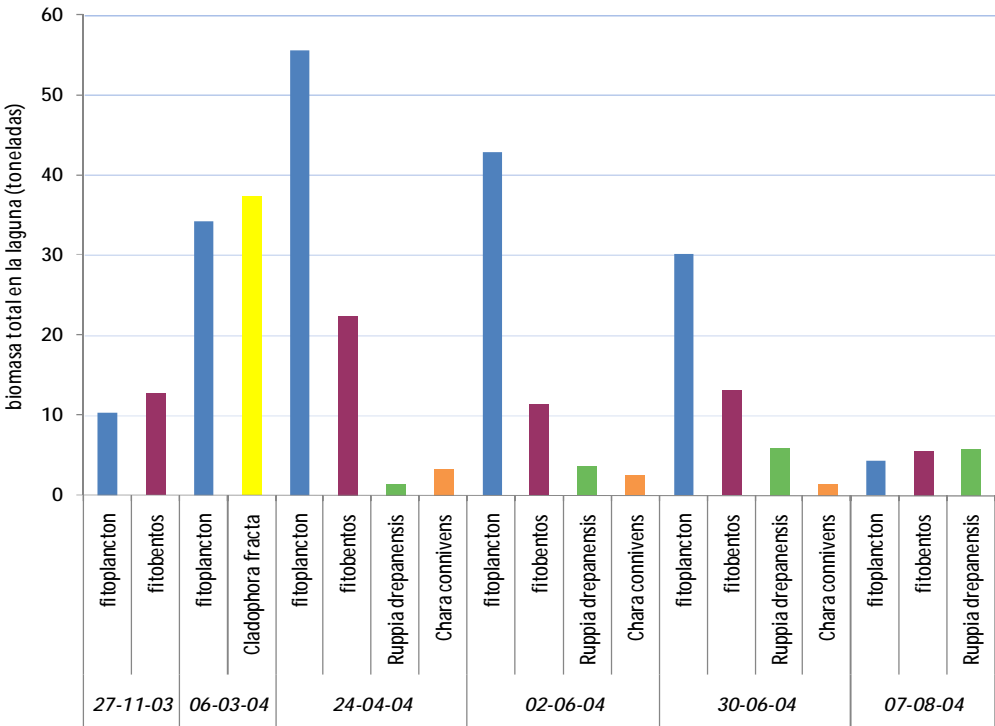


Figura 5.6. Biomasa total de los diferentes productores primarios en la laguna a lo largo del ciclo hidrológico 2003/04.

A partir de este mismo planteamiento, se calculó la asimilación total que se produjo en la laguna en las diferentes campañas del ciclo 2003/04. Los resultados se reflejan en la tabla 5.6.

Tabla 5.6. Asimilación (kgC/h) total y por fracciones para la superficie total de la laguna de Carralagroño en presencia de luz directa a lo largo del ciclo hidrológico 2003/04 teniendo en cuenta la cobertura de *Cladophora fracta* y la cobertura variable de las dos especies de macrófitos.

	PRODUCCIÓN PRIMARIA NETA con LUZ directa (kgC/laguna*h)					TOTAL
	fitoplancton	fitobentos	<i>C.fracta</i>	<i>R.drepanensis</i>	<i>C.connivens</i>	
28-11-03	88,58	0,23				88,81
07-03-04	10,60		76,14			86,75
24-04-04	1,98			1,84	3,17	7,00
02-06-04	170,98	8,98		1,19	3,21	184,37
01-07-04	0,62	33,97		1,81	0,75	37,16
07-08-04	214,46	13,03		2,57		230,07

Es necesario aclarar que tanto las curvas PvsI como los parámetros fotosintéticos son herramientas utilizadas en fisiología vegetal cuyo objetivo es caracterizar las propiedades fotosintéticas de las especies. En este trabajo, y desde un punto de vista más ecológico, se realizó una aproximación a dicha metodología fundamentalmente para establecer comparaciones entre las cinco fracciones de productores primarios que se habían diferenciado en la laguna de Carralagroño. Sin embargo, su significado fisiológico en este caso es relativo, sobre todo al referirnos al fitoplancton y al fitobentos, que están formados por una mezcla de organismos.

Sin olvidar esta premisa, y comparando la asimilación de carbono de las diferentes fracciones, fue posible dividir a las fracciones de productores en dos grupos, en función del comportamiento de sus curvas PvsI. Las algas que formaban parte del fitoplancton y del fitobentos, así como las que dieron lugar a las floraciones de *Cladophora fracta*, constituirían el primer grupo de productores. En las curvas PvsI obtenidas para estos organismos se pudo observar una tasa elevada de producción primaria a valores bajos de irradiancia (entre 15 y 90 $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$), que descendía para valores intermedios de irradiancia, volviéndose a incrementar para los valores más altos (figuras 5.7, 5.8 y 5.9). Sobre todo en el caso del fitoplancton, cabe destacar que en los meses de invierno y primavera (obsérvese marzo), el pico máximo fue el que se dio a valores bajos de luz, mientras que en verano (obsérvese agosto) la máxima producción tuvo lugar a densidades de fotones altas.

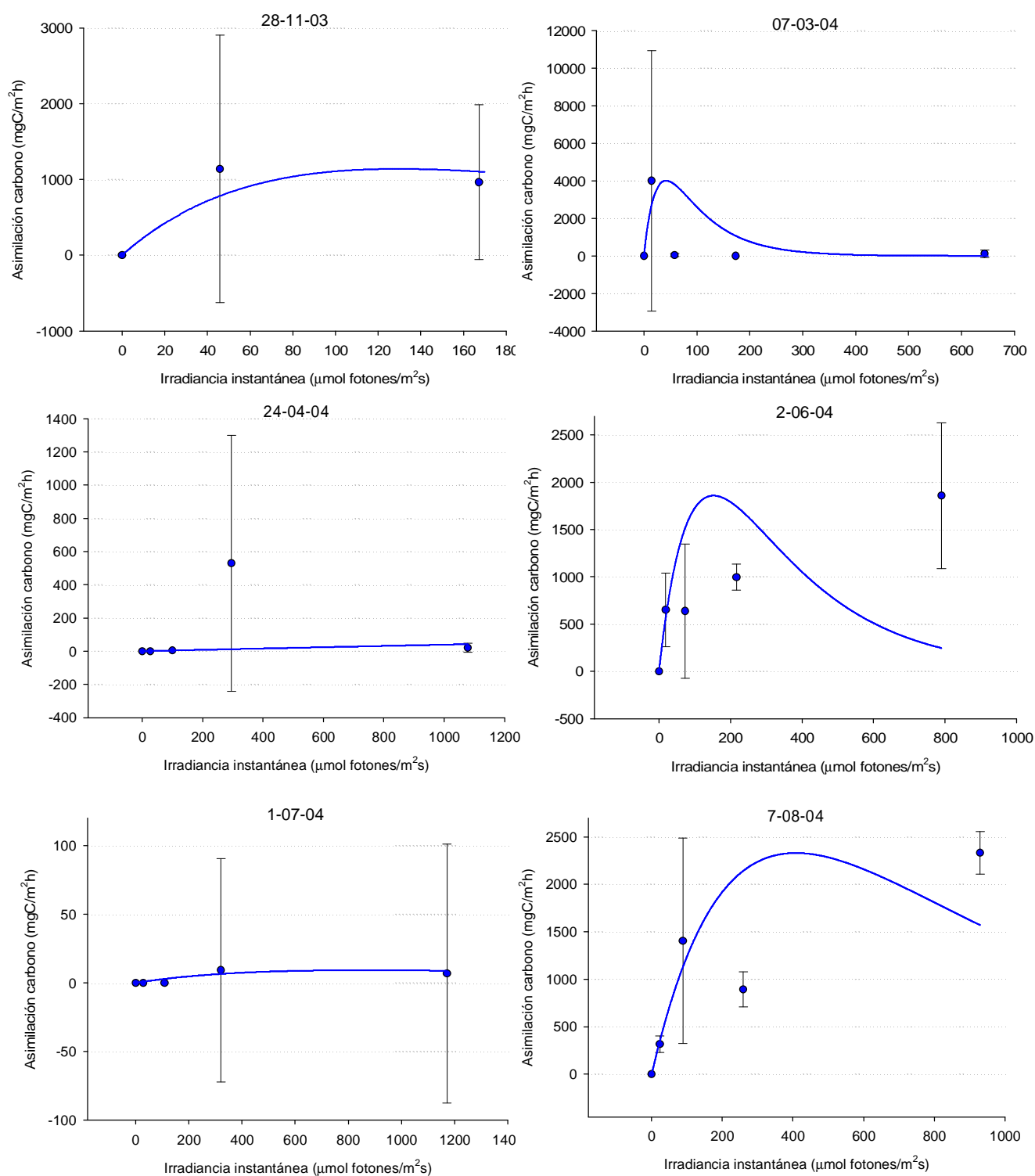


Figura 5.7. Curvas PvsI. Evolución de la asimilación de carbono por unidad de superficie en función de la irradiancia instantánea por parte del fitoplancton en la laguna de Carralagroño durante el ciclo 2003/04. Los puntos corresponden a los valores medios de asimilación medidos y los bigotes a sus desviaciones estándar, y las curvas son los ajustes exponenciales realizados. Nótese la diferencia de escalas.

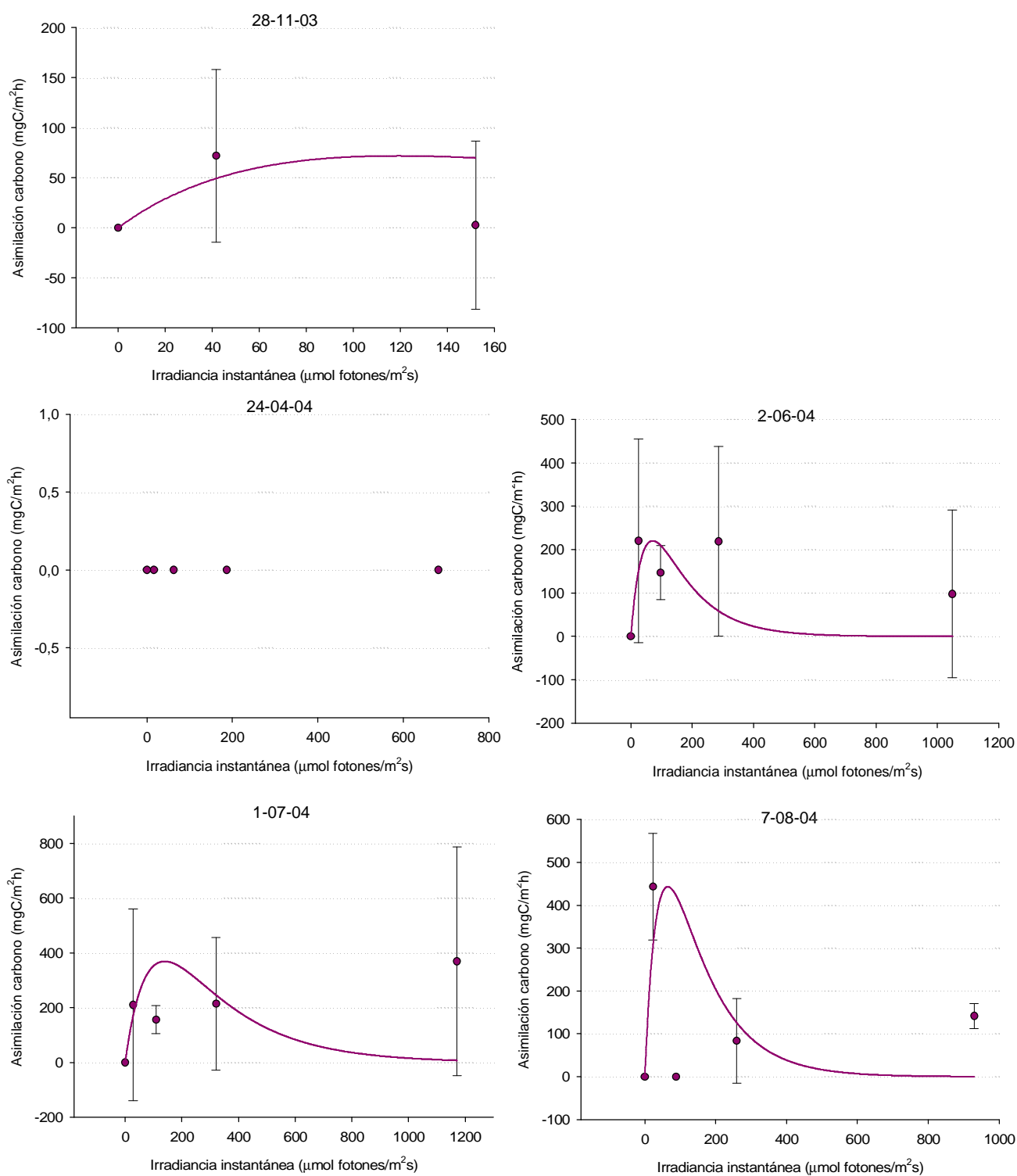


Figura 5.8. Curvas PvsI. Evolución de la asimilación de carbono por unidad de superficie en función de la irradiancia instantánea por parte del fitobentos en la laguna de Carralagroño durante el ciclo 2003/04. Los puntos corresponden a los valores medios de asimilación medidos y los bigotes a sus desviaciones estándar, y las curvas son los ajustes exponenciales realizados. Nótese la diferencia de escalas.

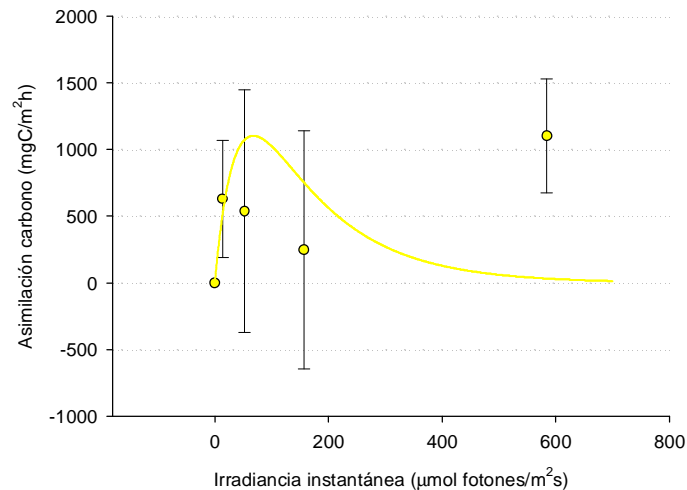


Figura 5.9. Curva PvsI. Evolución de la asimilación de carbono por unidad de superficie en función de la irradiancia instantánea media por parte de las formaciones de *Cladophora fracta* en la laguna de Carralagroño el 7-3-04. Los puntos corresponden a los valores medios de asimilación medidos y los bigotes a sus desviaciones estándar, y la curva es el ajuste exponencial realizado.

El segundo grupo estaría formado por las dos especies de macrófitos acuáticos que habitan en la laguna: el carófito *Chara connivens* y la fanerógama *Ruppia drepanensis*. Cada una de ellas se consideró una fracción individual de productores primarios. En general, los valores de fotosíntesis para los macrófitos aumentaron a medida que recibieron una mayor irradiancia, hasta valores en torno a $900 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$, aunque la asimilación de carbono por metro cuadrado por parte de *Chara connivens* fue aproximadamente de 5 a 10 veces mayor que la de *Ruppia drepanensis* (figuras 5.10 y 5.11). El comportamiento de *Chara* no varió mucho en los meses de abril y junio, aunque en julio presentó valores más bajos de producción a densidades de fotones altas que en la primavera (figura 5.10). *Ruppia* apenas mostró variación en las tres campañas que van de junio a agosto, pero el único valor obtenido en la campaña de abril mostró una producción tres veces mayor que las máximas observadas para los otros tres meses (figura 5.11). Para comprobar hasta qué punto estas diferencias entre *Ruppia* y *Chara* se debieron a la densidad desigual de ambos macrófitos, se compararon los resultados referidos a biomasa (figura 5.12). Aunque la superioridad de *Chara connivens* se mantuvo, se observó una reducción de más del 50% de las diferencias, puesto que las formaciones de *Chara connivens* fueron 2,38 veces más densas que las de *Ruppia drepanensis*.

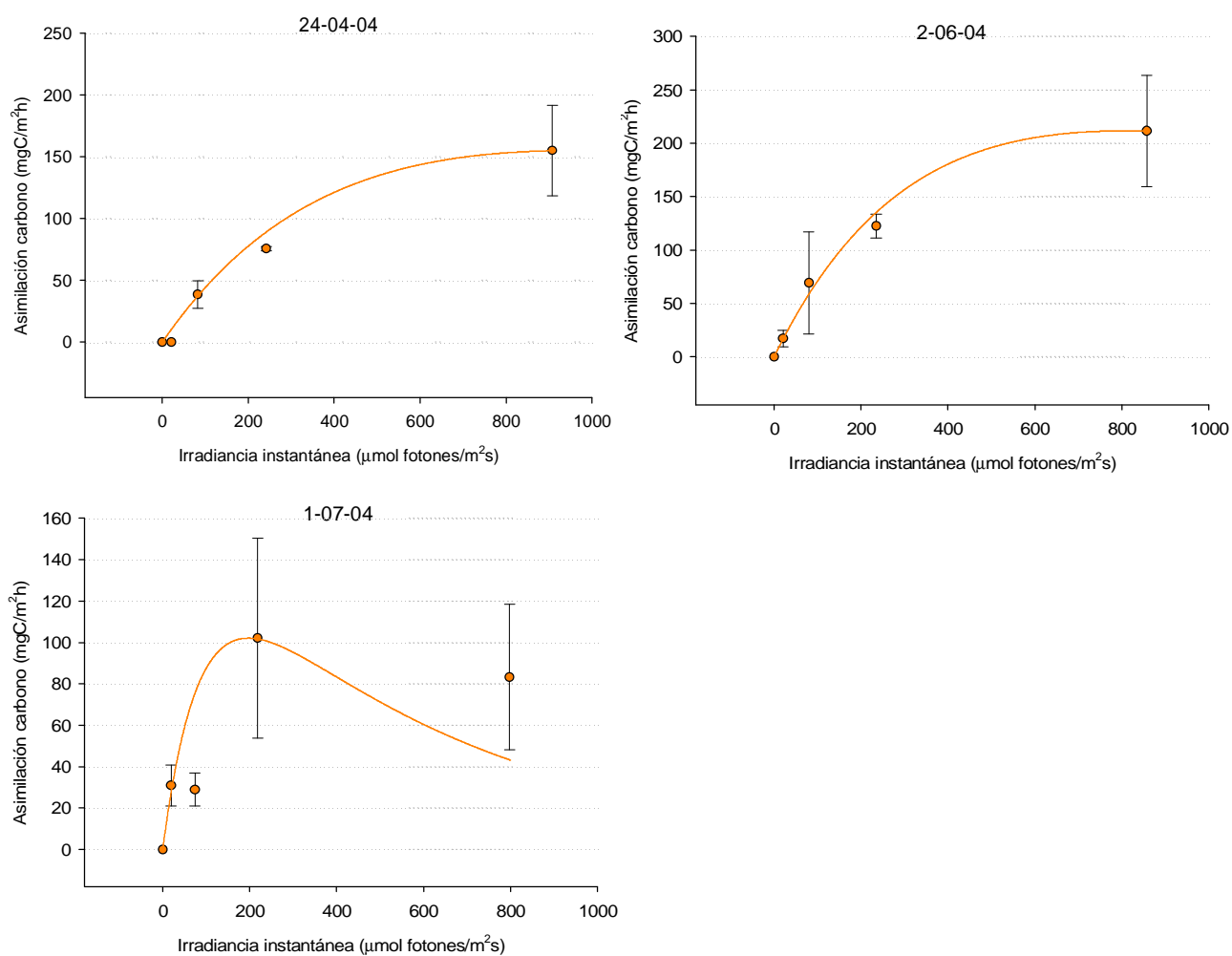


Figura 5.10. Curva PvsI. Evolución de la asimilación de carbono por unidad de superficie en función de la irradiancia instantánea media por parte de las formaciones de *Chara connivens* en la laguna de Carralagroño durante el ciclo 2003/04. Los puntos corresponden a los valores medios de asimilación medidos y los bigotes a sus desviaciones estándar, y las curvas son los ajustes exponenciales realizados. Nótese la diferencia de escalas.

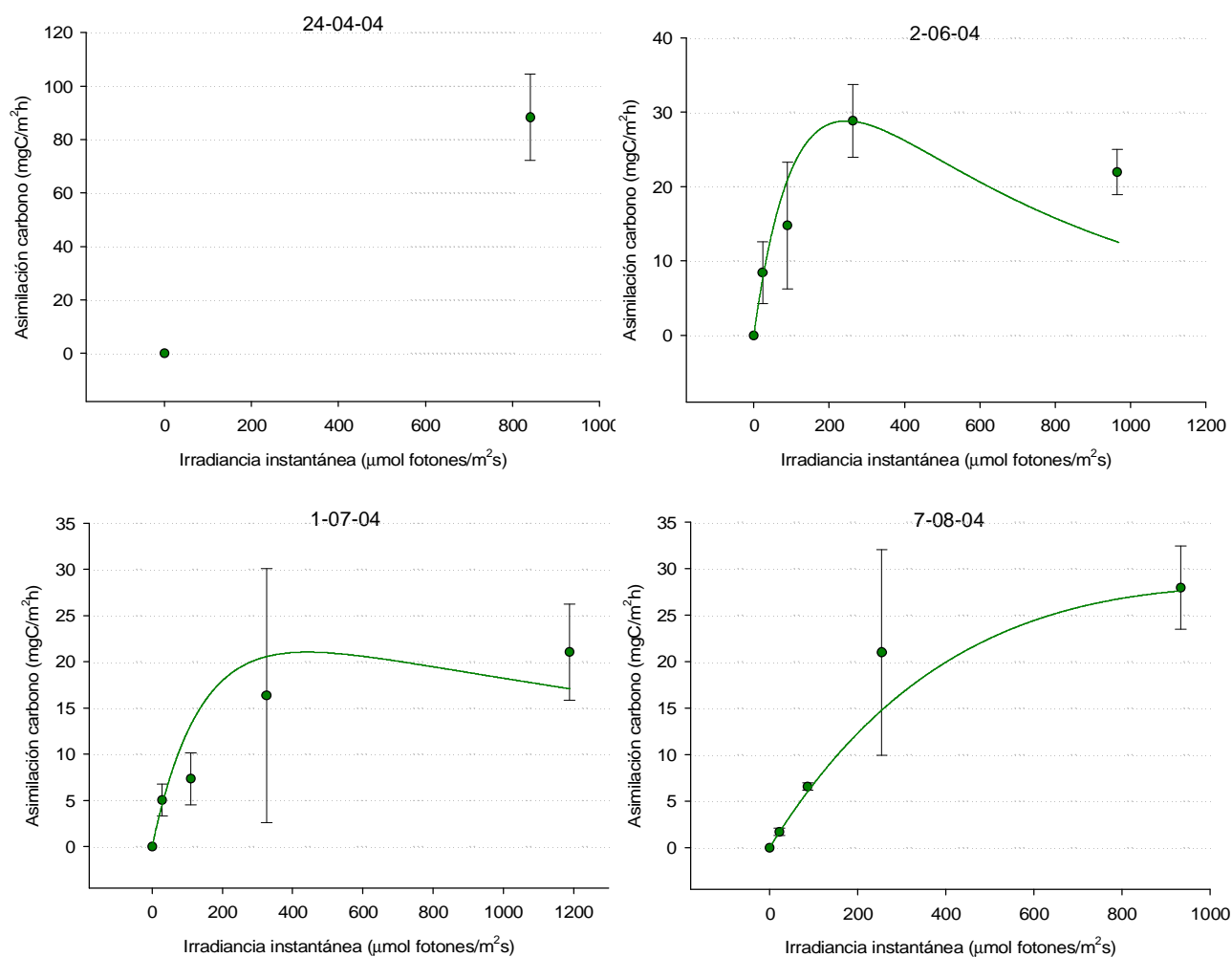


Figura 5.11. Curva PvsI. Evolución de la asimilación de carbono por unidad de superficie en función de la irradiancia instantánea media por parte de las formaciones de *Ruppia drepanensis* en la laguna de Carralagroño durante el ciclo 2003/04. Los puntos corresponden a los valores medios de asimilación medidos y los bigotes a sus desviaciones estándar, y las curvas son los ajustes exponenciales realizados. Nótese la diferencia de escalas.

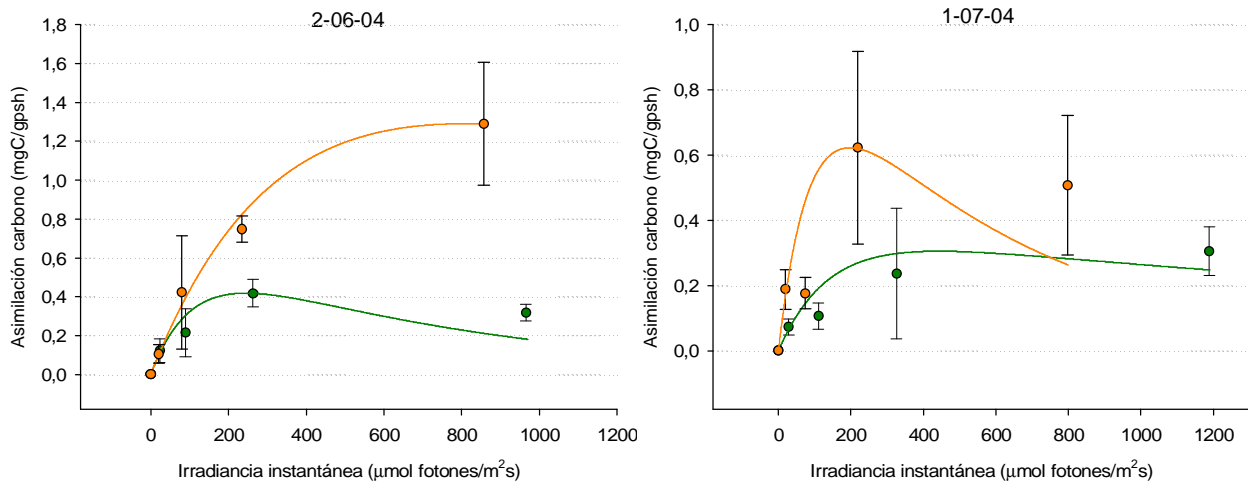


Figura 5.12. Comparación entre la asimilación de carbono de *Ruppia drepanensis* (verde) y la de *Chara connivens* (naranja), ambas referidas a la biomasa, respecto a la irradiancia instantánea en los meses de junio y julio.

Dentro de los parámetros calculados según la metodología mencionada de Platt y col. (1980), se distinguió entre los parámetros P_m , E_k y E_{ki} y los parámetros alfa (α) y beta (β). Los primeros permiten comparar a los organismos fotosintéticos por fracciones desde un punto de vista ecológico y arrojar algo de luz sobre el funcionamiento de la comunidad y la productividad de la laguna (tabla 5.7). Los segundos pueden tener validez como descriptores de la fisiología de una especie concreta (en los casos de *Cladophora fracta*, *Ruppia drepanensis* y *Chara connivens*) siempre que estén referenciados a clorofila *a* o a peso seco (tabla 5.8), pero nunca dentro de las poblaciones de fitoplancton o de fitobentos, puesto que en estos casos los resultados son fruto de la actividad fotosintética de comunidades enormemente variables en cuanto a composición, abundancia y riqueza de especies.

Tabla 5.7. Parámetros fotosintéticos (P_m , E_k , E_{kl} e I_{lm}) calculados para cada una de las fracciones de productores primarios en las distintas fechas empleando por un lado unidades de asimilación de carbono por superficie para comparar entre fracciones y por otro o bien unidades de asimilación por clorofila *a* (fitoplancton y fitobentos) o bien unidades de asimilación por peso seco (*Cladophora fracta*, *Ruppia drepanensis* y *Chara connivens*).

FRACCIÓN	fecha	PARÁMETROS REFERIDOS A SUPERFICIE				PARÁMETROS REFERIDOS A CLOROFILA A		
		P_m (mgCm ⁻² h ⁻¹)	E_k (μEm ⁻² s ⁻¹)	E_{kl} (μEm ⁻² s ⁻¹)	I_{lm} (μEm ⁻² s ⁻¹)	P_m (μgC(mgclorofila ⁻¹ h ⁻¹)	E_k (μEm ⁻² s ⁻¹)	E_{kl} (μEm ⁻² s ⁻¹)
FITOPLANCTON	28.11.03	1138,90	61,16	159,94	167,22	0,251328	104,51	152,29
	07.03.04	4006,12	22,01	52,00	643,88	4,526784	24,43	48,84
	02.06.04	1858,50	69,24	190,23	789,72	743,401888	70,44	186,76
	01.07.04	9,24	387,96	1092,60	1171,07	0,011987	396,23	1003,27
	07.08.04	2331,12	182,13	496,45	929,51	4,366406	188,71	515,21
FITOBENTOS	28.11.03	71,73	66,87	148,12	152,12	0,000030	2,86	5,22
	02.06.04	220,21	33,36	89,02	1048,05	0,000001	33,76	69,91
	01.07.04	369,27	73,96	174,03	1171,07	0,002452	120,61	423,89
	07.08.04	443,07	31,10	81,20	929,51	0,000440	35,72	81,11
FRACCIÓN	fecha	PARÁMETROS REFERIDOS A SUPERFICIE				PARÁMETROS REFERIDOS A PESO SECO		
		P_m (mgCm ⁻² h ⁻¹)	E_k (μEm ⁻² s ⁻¹)	E_{kl} (μEm ⁻² s ⁻¹)	I_{lm} (μEm ⁻² s ⁻¹)	P_m (μgCgps ⁻¹ h ⁻¹)	E_k (μEm ⁻² s ⁻¹)	E_{kl} (μEm ⁻² s ⁻¹)
CLADOPHORA	07.03.04	1103,50	36,39	84,53	584,38	2,034015	36,39	84,54
CHARA	24.04.04	155,07	81,51	212,21	907,69	0,945526	446,06	1191,45
	02.06.04	211,62	383,73	947,62	856,96	1,290372	458,11	991,03
	01.07.04	102,09	89,07	241,21	797,53	0,622478	93,54	241,25
RUPPIA	02.06.04	28,84	113,21	307,13	965,07	0,417901	104,40	300,03
	01.07.04	21,05	213,83	537,08	1188,31	0,305085	265,39	493,11
	07.08.04	27,96	490,54	1361,42	933,44	0,405288	490,54	1361,55

Tabla 5.8. Parámetros fotosintéticos (α y β) calculados para *Cladophora fracta*, *Ruppia drepanensis* y *Chara connivens* en las distintas fechas empleando unidades de asimilación de carbono por peso seco.

FRACCIÓN	fecha	PARÁMETROS REFERIDOS A PESO SECO	
		α (mgCgps ⁻¹ h ⁻¹)(μEm ⁻² s ⁻¹) ⁻¹	β (mgCgps ⁻¹ h ⁻¹)(μEm ⁻² s ⁻¹) ⁻¹
CLADOPHORA	07.03.04	0,0866	0,0361
CHARA	24.04.04	0,0031	0,0000
	02.06.04	0,0051	0,0000
	01.07.04	0,0098	0,0017
RUPPIA	02.06.04	0,0053	0,0010
	01.07.04	0,0026	0,0000
	07.08.04	0,0011	0,0000

Globalmente, cabe destacar la relación marginalmente significativa ($p=0,061$) existente entre la pertenencia a una fracción determinada y el valor de P_m . Como se aprecia en la figura 5.13, todos los valores de P_m del fitoplancton, excepto el del mes de julio, fueron más altos que los del resto de las fracciones.

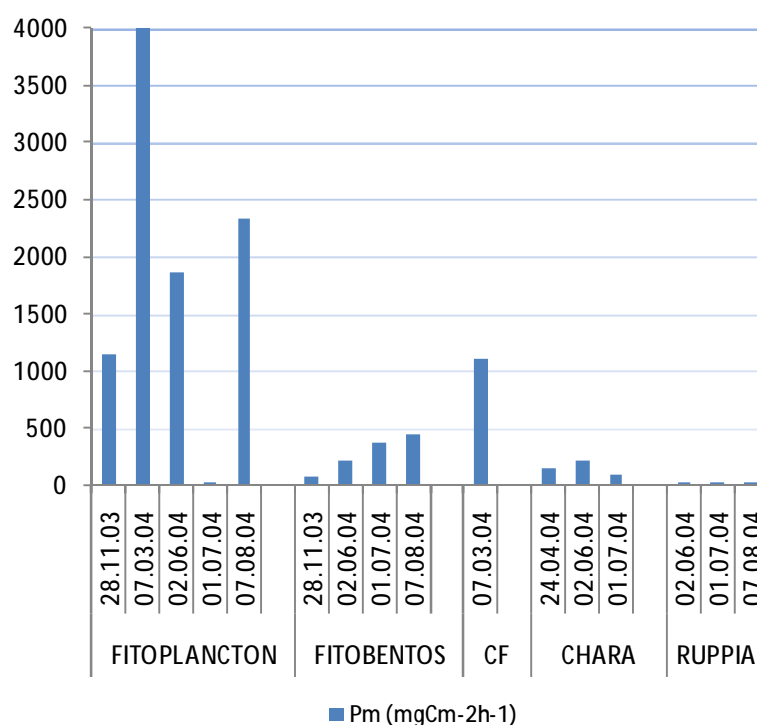


Figura 5.13. Valores de P_m ($\text{mgCm}^{-2}\text{h}^{-1}$) correspondientes a cada fracción en los diferentes momentos del ciclo hidrológico.

Agrupando a los productores según su clasificación taxonómica, se detectaron valores de P_m (referida a superficie) más altos para las fracciones de algas no macrófitas (fitoplancton, fitobentos y *Cladophora fracta*) respecto a las dos fracciones representadas por especies de macrófitos, aunque las diferencias no llegaron a ser estadísticamente significativas ($p=0,063$). La fotosíntesis máxima medida para el fitoplancton, en este caso referida a la concentración de clorofila *a*, presentó diferencias significativas ($p=0,006$) entre las distintas estaciones, aunque éstas parecieron deberse únicamente a los valores extremadamente elevados registrados en la campaña de primeros de marzo. Sí resultaron significativas las diferencias entre los valores de P_m alcanzados por las dos especies de macrófitos estudiadas, tanto referidos a superficie ($p=0,015$), como referidos a biomasa ($p=0,042$). En ambos casos, *Chara connivens* alcanzó valores significativamente más altos que *Ruppia drepanensis*. Respecto a los valores de los parámetros alfa (α) y beta (β) de las dos especies de macrófitos, éstos se mostraron correlacionados entre sí ($r_{\text{Pearson}}=0,882$; $p=0,020$; $N=6$), pero no con la fotosíntesis máxima.

Los valores de los parámetros E_k y E_{ki} se mostraron correlacionados para todos los conjuntos de observaciones (global (figura 5.14), algas, macrófitos, y cada fracción por separado) ($r_{\text{Pearson}} > 0,99$; $p < 0,01$; $N = 16-4$). Al analizarse las correlaciones de los parámetros fotosintéticos por estaciones, siendo éstas “otoño-invierno”, “primavera” y “verano”, se obtuvieron resultados coherentes con lo visto hasta ahora. E_{ki} y E_k se correlacionaron significativamente en todas las estaciones, otoño-invierno ($p < 0,05$), primavera ($p < 0,001$) y verano ($p < 0,05$). La irradiancia máxima (I_m) se correlacionó inversamente con E_{ki} y con E_k sólo en otoño-invierno ($p < 0,05$).

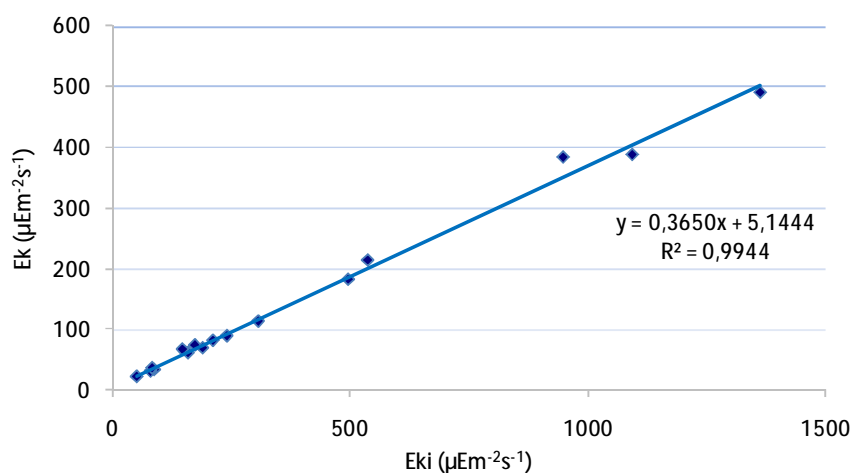


Figura 5.14. Relación entre los valores de E_k y E_{ki} para el conjunto global de datos.

5.3.2. Asimilación de Nitrógeno inorgánico por los productores primarios

5.3.2.1. Resultados generales

Los resultados (tabla 5.9) pusieron de manifiesto que el amonio fue el compuesto de nitrógeno inorgánico preferido por todos los organismos estudiados con una $p=0,059$ marginalmente significativa para el conjunto de los datos, que pasó a ser muy significativa ($p=0,001$) cuando se incluyó el factor “productor”. Es decir, la preferencia por el amonio fue más acusada para unas fracciones (fitoplancton) que para otras.

El fitoplancton fue una vez más el productor que alcanzó valores significativamente más altos de asimilación por unidad de superficie ($p=0,015$), seguido de las floraciones de *Cladophora fracta* y del fitobentos. Además, cabe destacar los comportamientos diferentes que se observaron asociados a la presencia o ausencia de luz para uno y otro compuesto.

Tabla 5.9. Resumen de los valores de asimilación de nitrógeno inorgánico ($\text{mgN/m}^2\text{h}$) en forma de amonio y nitratos en condiciones de luz directa y de oscuridad por parte de los diferentes productores primarios en las distintas campañas.

	LUZ					OSCURIDAD				
	fitoplancton	fitobentos	<i>C. fracta</i>	<i>R. drepanensis</i>	<i>C. connivens</i>	fitoplancton	fitobentos	<i>C. fracta</i>	<i>R. drepanensis</i>	<i>C. connivens</i>
ASIMILACIÓN AMONIO ($\text{mgN/m}^2\text{h}$)										
28-11-03	70,341	1,043				67,132	0,963			
07-03-04	0,000		20,460			0,000		26,483		
24-04-04	0,000	13,504			1,041	0,000	10,527			0,965
02-06-04	584,359	0,630		0,605	0,981	651,744	0,450		0,317	0,618
01-07-04	150,657	9,089		0,362	1,548	251,208	6,426		0,261	0,813
07-08-04	0,000	6,924		0,577			5,473		0,378	
ASIMILACIÓN NITRATOS ($\text{mgN/m}^2\text{h}$)										
28-11-03	11,533	0,354				9,596	0,512			
07-03-04	0,000		1,042			0,000		1,209		
24-04-04	1,172	4,054			0,258	0,000	4,029			0,061
02-06-04	3,869	0,226		0,346	1,595	5,414	0,134		0,171	0,117
01-07-04	13,966	2,749		0,216	1,165	5,501	2,459		0,135	0,055
07-08-04	73,620	2,362		0,455		18,427	2,182		0,113	

Los productores primarios presentes en la laguna se mostraron capaces de asimilar el nitrógeno inorgánico en forma de **amonio** sin que existieran diferencias significativas entre encontrarse en presencia de luz o en oscuridad ($p>0,05$) (figura 5.15).

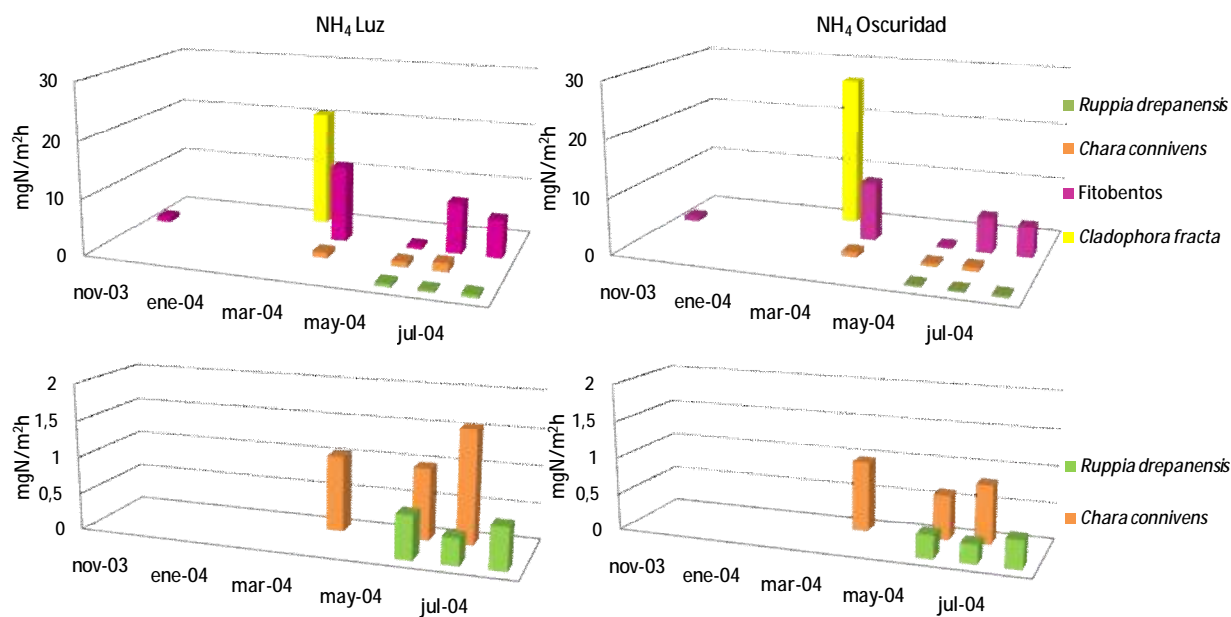


Figura 5.15. Asimilación de Nitrógeno inorgánico en forma de amonio en condiciones de luz y oscuridad en la laguna de Carralagroño por parte de los macrófitos, el fitobentos y el *bloom* de *Cladophora* en el ciclo hidrológico 2003/04.

Respecto a los **nitratos**, se pudo distinguir entre los productores que asimilaron por igual en presencia que en ausencia de luz: fitoplancton, fitobentos y *Cladophora frakta* ($p > 0,05$) (figura 5.16), y aquellos para los que la captación de nitratos disminuyó de forma significativa en oscuridad: *Ruppia* ($p = 0,048$) y *Chara* ($p = 0,078$, marginalmente significativa) (figura 5.17).

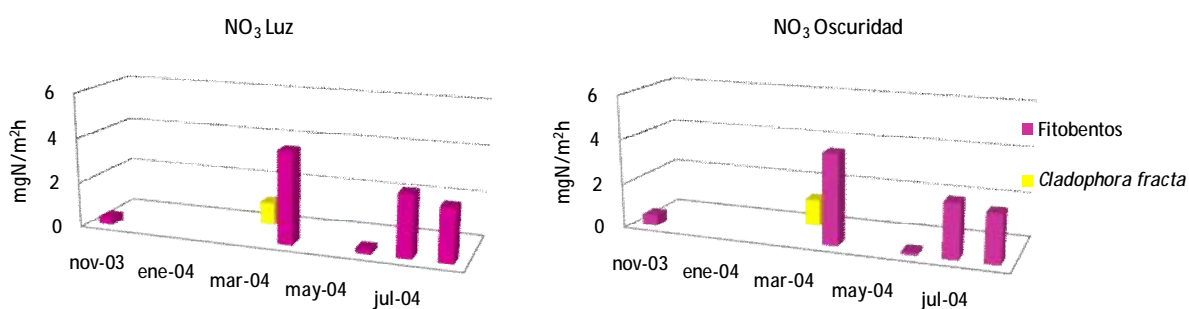


Figura 5.16. Asimilación de Nitrógeno inorgánico en forma de nitratos en condiciones de luz y oscuridad en la laguna de Carralagroño por parte del fitobentos y de las clorofíceas en el ciclo hidrológico 2003/04.

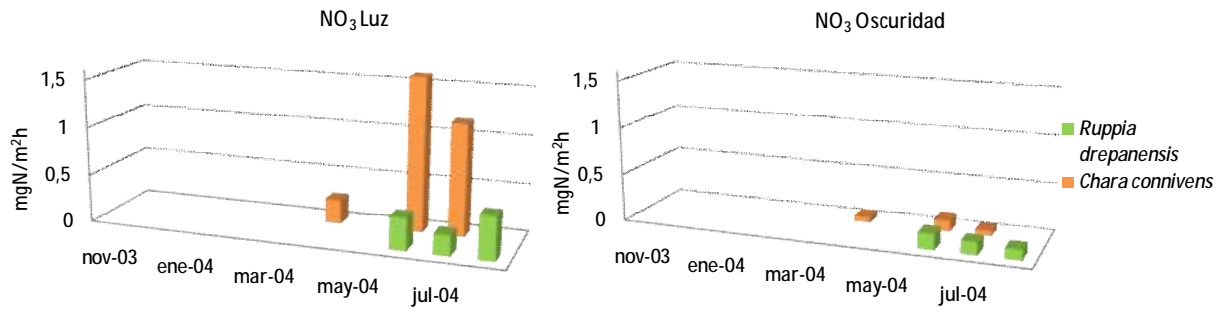


Figura 5.17. Asimilación de Nitrógeno inorgánico en forma de nitratos en condiciones de luz y oscuridad en la laguna de Carralagroño por parte de los macrófitos *Ruppia drepanensis* y *Chara connivens* en el ciclo hidrológico 2003/04.

5.3.2.2. Fitoplancton

La asimilación de nitratos que realiza el **fitoplancton** sólo superó a la de amonio en el mes de agosto y en presencia del valor de irradiancia máximo del experimento (agosto) (figuras 5.18 y 5.19). El resto de los meses, las algas optaron en mayor medida por el amonio ($p=0,032$), y la captación del mismo se produjo de manera más acusada en ausencia de luz, aunque las diferencias entre luz y oscuridad no fueron significativas ($p>0,05$). El factor que sí afectó a la asimilación de los compuestos de nitrógeno inorgánico fue la fecha, observándose para el amonio una asimilación significativamente mayor en junio que en el resto de las campañas ($p=0,002$) mientras que para los nitratos el máximo se dio en el mes de agosto ($p<0,001$).

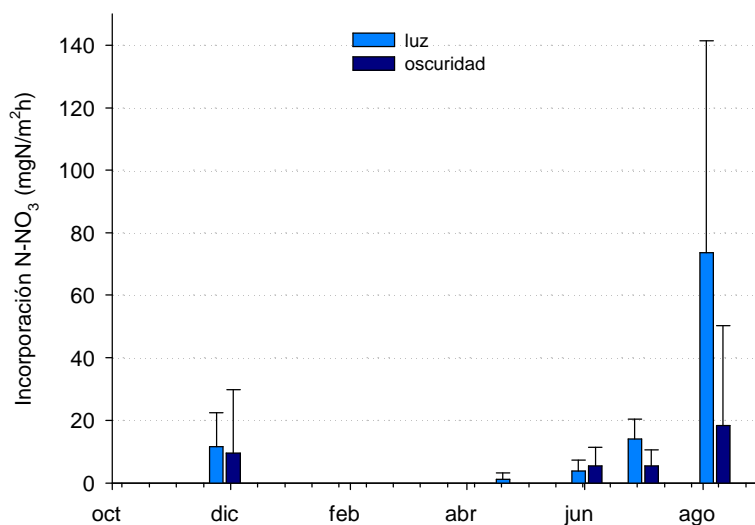


Figura 5.18. Incorporación de nitrógeno en forma de nitratos por parte del fitoplancton en condiciones de luz y oscuridad durante el ciclo hidrológico 2003/04.

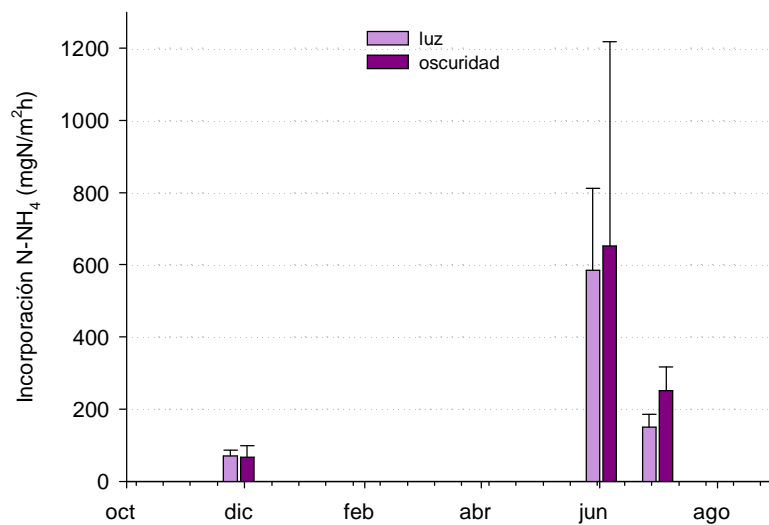


Figura 5.19. Incorporación de nitrógeno en forma de amonio por parte del fitoplancton en condiciones de luz y oscuridad durante el ciclo hidrológico 2003/04.

5.3.2.3. Fitobentos

La captación de nitrógeno inorgánico por parte del **fitobentos** fue más intensa en los meses de abril, julio y agosto que en noviembre y junio ($p=0,007$), tanto en presencia como en ausencia de luz (figuras 5.20 y 5.21).

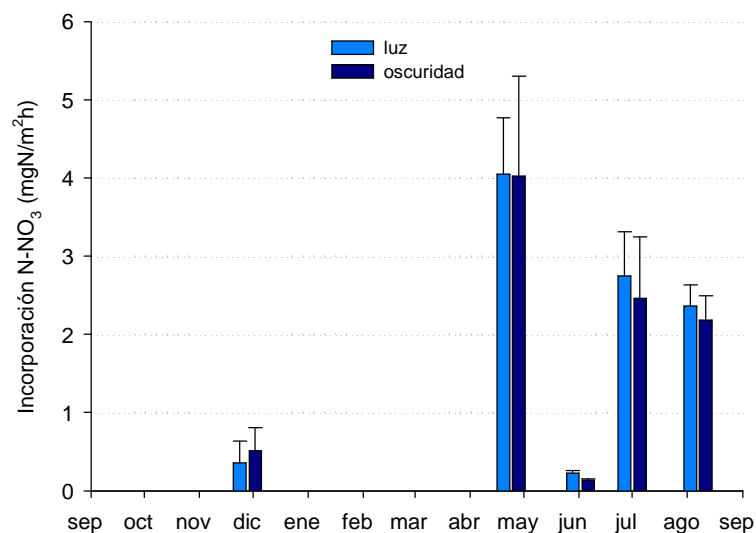


Figura 5.20. Incorporación de nitrógeno en forma de nitratos por parte del fitobentos en condiciones de luz y oscuridad durante el ciclo hidrológico 2003/04.

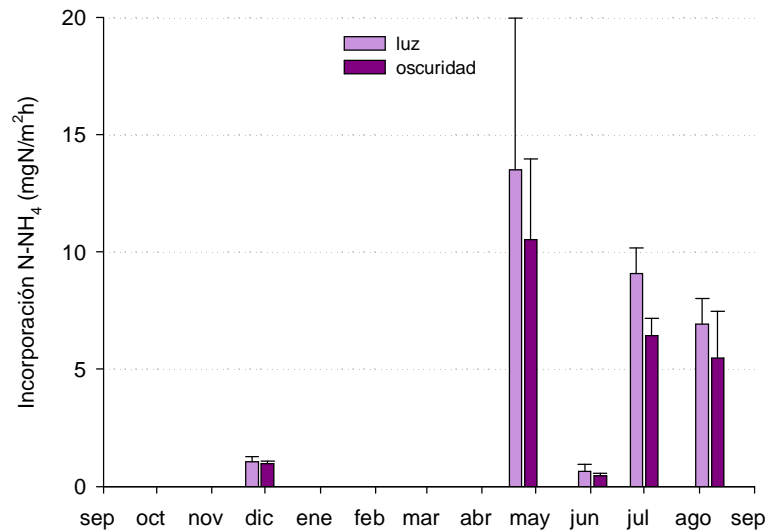


Figura 5.21. Incorporación de nitrógeno en forma de amonio por parte del fitobentos en condiciones de luz y oscuridad durante el ciclo hidrológico 2003/04.

La diferencia entre la captación con luz y sin luz por parte del fitobentos se manifestó en mayor medida cuando el compuesto asimilado fue amonio, siendo mayor en presencia de luz, aunque no resultó estadísticamente significativa.

5.3.2.4. Macrófitos

Las formaciones de *Ruppia drepanensis* presentaron comportamientos muy similares en los tres meses estudiados (junio, julio y agosto) ($p > 0,05$) (figuras 5.22 y 5.23). La captación de nitrógeno inorgánico siempre fue mayor en presencia de luz ($p = 0,025$) y el compuesto preferido fue el amonio ($p = 0,049$), tanto con luz como en oscuridad.

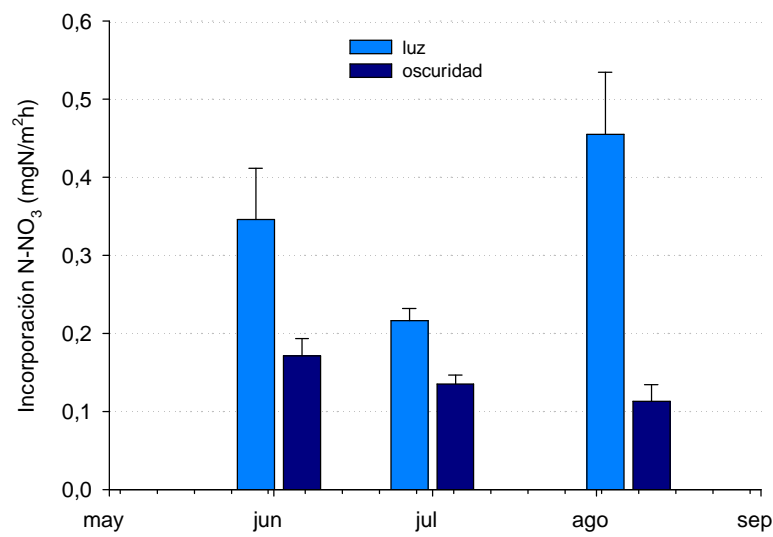


Figura 5.22. Incorporación de nitrógeno en forma de nitratos por parte de *Ruppia drepanensis* en condiciones de luz y oscuridad durante el ciclo hidrológico 2003/04.

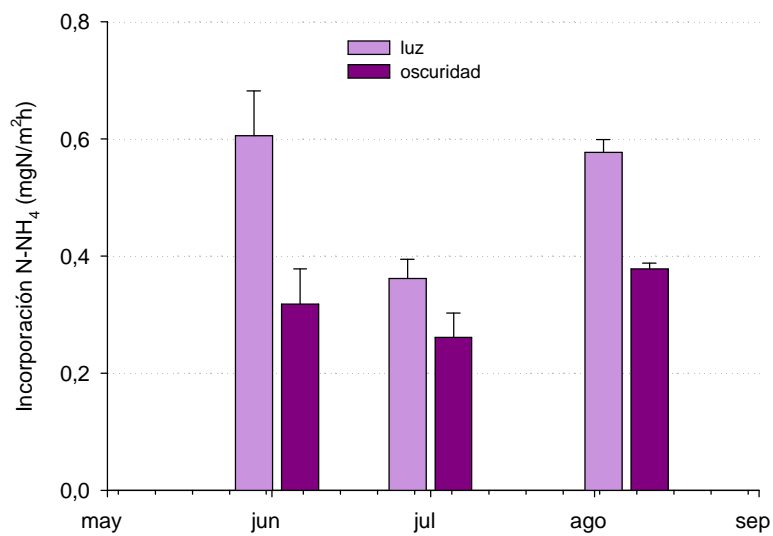


Figura 5.23. Incorporación de nitrógeno en forma de amonio por parte de *Ruppia drepanensis* en condiciones de luz y oscuridad durante el ciclo hidrológico 2003/04.

La captación de nitrógeno por parte de *Chara connivens* se dio siempre en mayor medida en presencia de luz ($p=0,029$) (figuras 5.24 y 5.25). El amonio permaneció como compuesto de nitrógeno preferido por *Chara* en oscuridad, pero con luz directa

ambos compuestos se alternaron, siendo el compuesto más utilizado el amonio en abril y julio y el nitrato en junio, aunque las diferencias no fueron significativas ($p>0,05$).

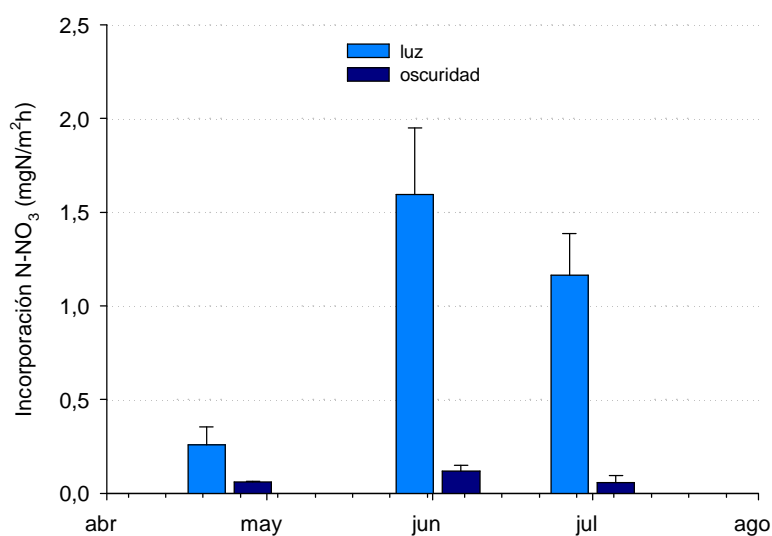


Figura 5.24. Incorporación de nitrógeno en forma de nitratos por parte de *Chara connivens* en condiciones de luz y oscuridad durante el ciclo hidrológico 2003/04.

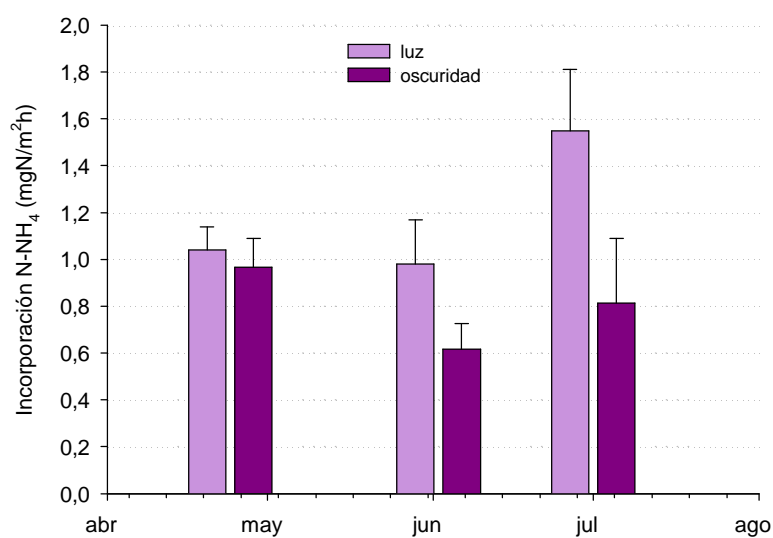


Figura 5.25. Incorporación de nitrógeno en forma de amonio por parte de *Chara connivens* en condiciones de luz y oscuridad durante el ciclo hidrológico 2003/04.

Al comparar los valores de captación de nitrógeno inorgánico de *Ruppia drepanensis* y de *Chara connivens* se pudo observar que el valor de captación de amonio por metro cuadrado fue superior tanto en luz como en oscuridad para el carófito. Este comportamiento se acentuó para la asimilación de nitratos en presencia de luz. En ausencia de luz, por el contrario, fue *Ruppia* la que captó una mayor cantidad de nitratos por metro cuadrado. Sin embargo, como ocurría con los resultados de producción primaria, y debido a la mayor densidad de *Chara connivens*, cuando se expresaron los resultados respecto a la biomasa, las diferencias entre ambas especies se atenuaron, e incluso se invirtieron, dejando de ser significativas, todas excepto la de la captación de nitratos en oscuridad, que seguía siendo mayor para *Ruppia* que para *Chara*.

5.3.2.5. Bloom de *Cladophora fracta*

La captación de nitrógeno inorgánico por unidad de biomasa que se registró para las formaciones flotantes y bentónicas de *Cladophora fracta* fue significativamente mayor que la de los macrófitos en el caso del amonio, aunque esas diferencias se anularon e incluso se invirtieron para la asimilación de nitratos (figura 5.26). Al igual que sucedía con el fitoplancton y con el fitobentos, las diferencias debidas a la presencia o ausencia de luz no fueron significativas ($p > 0,05$).

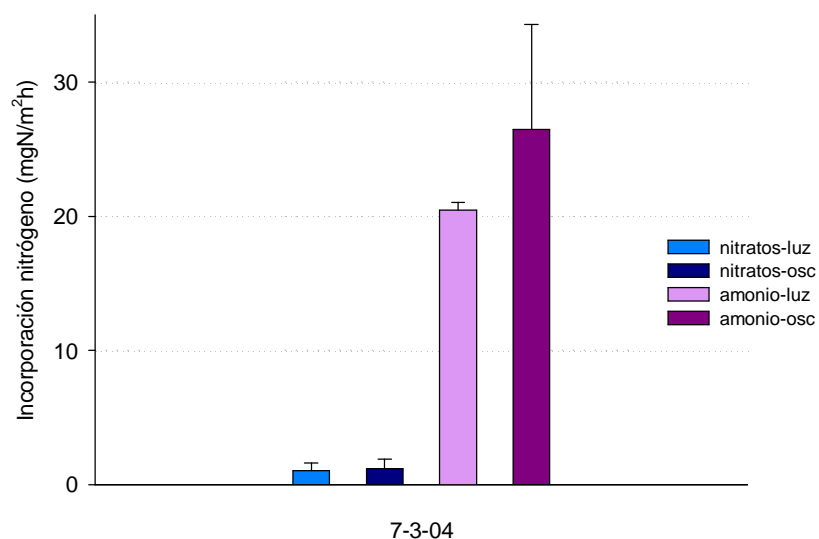


Figura 5.26. Incorporación de nitrógeno inorgánico en forma de amonio y de nitratos por las formaciones de *Cladophora fracta* en condiciones de luz y oscuridad en la laguna de Carralagroño en marzo de 2004.

5.4. Discusión

5.4.1. Actividad fotosintética

La luz es uno de los factores limitantes de la actividad fotosintética. Debido a que la profundidad reduce la disponibilidad de luz, la fotosíntesis en sistemas acuáticos se ve favorecida cuando éstos son someros. Sakamoto (1966) encontró una tendencia general según la cual los lagos someros eran más productivos que los profundos, independientemente de otros factores como la disponibilidad de nutrientes. La producción fitoplanctónica varía inversamente con la atenuación y la turbidez (Kirk, 1994), y lo mismo debe ocurrir con la producción del resto de las fracciones. Como se pone de manifiesto en los resultados, la laguna de Carralagroño alcanza tasas de producción primaria muy altas que responden en cierta medida a su escasa profundidad y a la consiguiente penetración de la luz de superficie a fondo. Si se comparan con los valores medidos en otros ecosistemas acuáticos similares (tabla 5.10), se observa que los de Carralagroño son, en general, mucho más elevados.

Tabla 5.10. Asimilación de carbono registrada en otras lagunas por otros autores (datos obtenidos de López-Archilla *et al.*, 2004, Golubkov *et al.*, 2007 y Oduor y Scharger, 2007). Se trata de lagunas someras salinas o costeras cuyos productores son fitoplancton y/o macrófitos.

	NPP (mgCm ⁻² h ⁻¹)
El Masegar	46,80
La Mermejuela	59,02
Salicor	11,70
Alcahozo	156,00
Sta Olalla	2,47
Apopka	41,21
CG Sta Marta	109,72
Mar Chiquita	23,14
Ryans 1 Billabong	59,28
Kenia	60,67
Crimea	1241,67
Carralagroño	944,21

A intensidades bajas de luz, la tasa fotosintética es menos sensible a los cambios de temperatura, ya que su principal determinante es la limitación por luz (Hatcher *et al.*, 1977; Hanisak, 1979 y Kirk, 1994). Por el contrario, en sistemas acuáticos lo suficientemente someros como para que una cantidad adecuada de luz penetre hasta el fondo, la temperatura puede convertirse en el factor dominante de control de la fotosíntesis en el sistema (Kirkman y Reid, 1979). Según los resultados obtenidos para Carralagroño, la correlación que existe entre la fotosíntesis máxima de los productores

primarios estudiados y la temperatura del agua (que sólo en el caso de los macrófitos es directa) no es estadísticamente significativa ($p > 0,05$), por lo que parece que hay más factores implicados. Thom y Albright (1990) observaron, además del efecto mixto de la temperatura y la irradiancia, que durante los períodos en los que ninguna de las dos variables resulta decisiva, la concentración de nutrientes en el agua (en su caso concretamente de nitratos) pasa a ser el factor limitante del crecimiento.

Las tasas de producción primaria más altas en Carralagroño en el ciclo 2003/04 se dan en junio, al final de la primavera (figura 5.5), y se deben a la actividad conjunta de todas las fracciones de productores estudiadas excepto de *Cladophora fracta*, pero sobre todo a la actividad fitoplanctónica. La disponibilidad de nutrientes y de luz en esta época permite que todas las fracciones convivan y presenten actividades fotosintéticas elevadas. Esta máxima producción del fitoplancton no coincide con las concentraciones máximas de clorofila *a* ni con las abundancias y biovolúmenes más altos, que se dan en otoño e invierno. Es decir, que son pocas células, y no demasiado grandes, las que soportan esta gran actividad. O dicho de otro modo, la elevada productividad de las algas microscópicas que cobran importancia en ese momento del ciclo, les permite competir con los macrófitos y alcanzar tasas de asimilación de carbono muy elevadas. También la asimilación de carbono por parte del fitoplancton es muy alta en noviembre y en agosto. En el primer caso, la gran capacidad del fitoplancton de desarrollarse rápidamente con la llegada de las primeras lluvias se ve favorecida por la descomposición y consiguiente puesta en circulación de los nutrientes por las bacterias, y por la casi ausencia (exceptuando al fitobentos) de competidores por la luz y los nutrientes. Esta situación permite a las algas fitoplanctónicas más pioneras alcanzar biomásas muy notables y tasas muy elevadas de producción, y es de hecho en esta época en la que las concentraciones de clorofila *a* son más altas. Las algas mayoritarias en el fitoplancton en noviembre de 2003 en Carralagroño son las diatomeas (ANEXO 2). Aunque en este caso ni su abundancia ni su biovolumen son muy elevados, exceptuando el caso de *Pleurosigma salinarum*, cuyo biovolumen celular asciende a $6843\mu\text{m}^3$, parecen ser las responsables de la asimilación en este momento del ciclo. Al final del ciclo hidrológico, las condiciones ambientales que llegan a darse en la laguna (salinidad extrema y temperaturas muy altas) permiten sobrevivir en ella sólo a algunas especies de algas fitoplanctónicas y fitobentónicas, que coexisten con la última fase de los macrófitos de ciclo de vida más tardío (*Ruppia drepanensis*), cuya descomposición, facilitada por las altas temperaturas, favorece también al fitoplancton. En esta época, las clases más abundantes de fitoplancton en la laguna son *Chlorophyceae* y *Chrysophyceae*, pero estas últimas representan poco en biovolumen, siendo más importantes en este sentido especies de gran tamaño como *Gymnodinium wawriake* (*Dinophyceae*) y *Mougeotia sp.*, de la clase *Zygnematophyceae*.

Respecto al hecho de que el productor que muestre siempre una producción mayor sea el fitoplancton, la dinámica de su población puede resultar útil para explicarlo. Al ser una fracción que puede estar compuesta por especies de características y condiciones de vida muy diversas, que van reemplazándose unas a otras en función de las condiciones ambientales y de sus restricciones fisiológicas, esta característica le permite estar presente como la fracción más importante de cara a la producción primaria de la laguna durante todo el año. Algo similar sucede con las algas que forman parte del fitobentos. Las especies que constituyen estas dos fracciones en Carralagroño son, en su mayoría, o bien cosmopolitas y con gran capacidad de colonización (capítulo 4), lo que les permite estar presentes en condiciones diversas, o bien adaptadas a situaciones concretas como momentos de gran salinidad que se dan en la laguna.

Esta circunstancia va unida también al hecho observable de que una misma fracción, y en este caso se puede hablar de las tres fracciones algales no macrófitas, muestre valores elevados de asimilación de carbono a irradiancias bajas y a irradiancias altas. Esto se refleja con bastante claridad en la figura 5.27, en la que se muestran conjuntamente, y empleando una única escala, los valores, ya expuestos en el apartado de resultados, de asimilación de carbono de las diferentes fracciones en las distintas campañas, con el objetivo de compararlos más fácilmente. Con el mismo propósito se omiten en este caso las curvas obtenidas de los ajustes exponenciales y se representa una línea uniendo los valores de asimilación medios reales obtenidos para cada productor. Durante los meses de noviembre y marzo del ciclo 2003/04, el fitoplancton estuvo mayoritariamente representado por *Bacillariophyceae* (ANEXO 2), que constituyen mayoritariamente la fracción denominada ticoplancton, concretamente por las especies *Nitzschia compressa* var. *compressa*, *Navicula veneta*, *Cocconeis placentula* y *Pleurosigma salinarum*. Estas especies, que frecuentemente son parte del fitobentos o del perifiton, están más adaptadas a asimilar carbono a valores más bajos de irradiancia, así como a temperaturas menores y momentos de turbulencia (Willen, 1991). Son meses en los que la irradiancia total es menor y la turbulencia mayor, y a esto se suma, fundamentalmente en el mes de marzo, el efecto sombra debido a los tapetes flotantes de clorofíceas. Por el contrario, la clase mayoritaria de fitoplancton en el mes de agosto, tanto en abundancia como en biovolumen, fue *Chlorophyceae* (*Tetraselmis* sp. y *Carteria* sp.), más asociada a irradiancias y a temperaturas altas. Los dos picos que se observan en la asimilación de carbono del fitobentos y de *Cladophora fracta* podrían explicarse de forma similar. Dentro de cada una de estas fracciones podría haber especies o grupos de células que estarían aclimatadas a que les llegue una mayor o menor irradiancia a causa de su posición física en el sedimento o en las floraciones de algas.

Teniendo en cuenta que las poblaciones algales de fitobentos, fitoplancton y *Cladophora fracta* presentaron importantes tasas de producción primaria en condiciones de irradiancia instantánea entre 15 y 90 $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$, en determinados momentos

del ciclo, parece claro que fue un error no incubar las diferentes fracciones de productores primarios cuando se midieron niveles de irradiancia máxima por debajo de $200 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (entre diciembre y febrero).

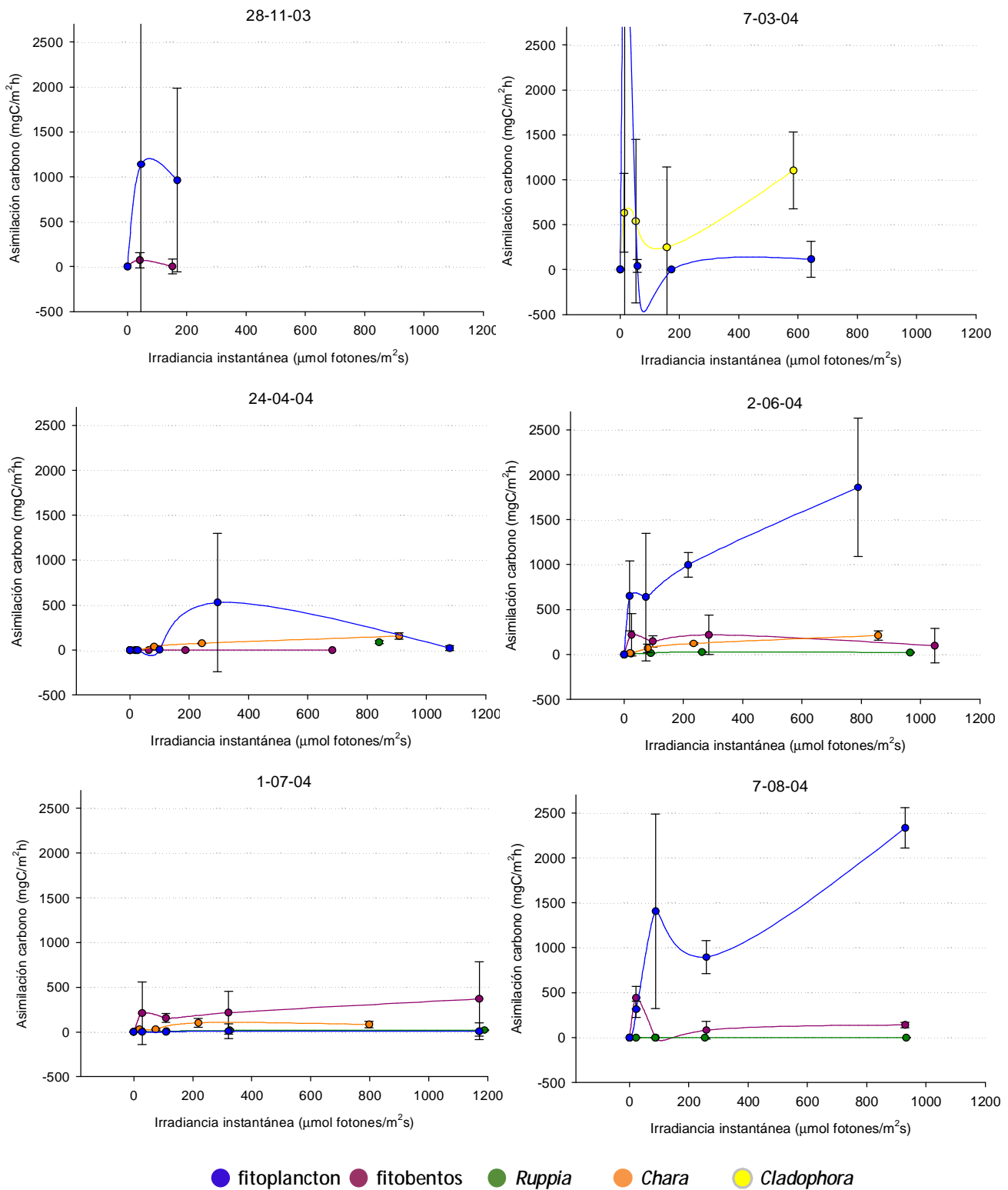


Figura 5.27. Valores medios de asimilación de carbono por unidad de superficie en función de la irradiancia instantánea media por parte de los diferentes productores de la laguna de Carralagroño durante el ciclo 2003/04.

Otro factor importante para la producción primaria es la **disponibilidad de nutrientes** inorgánicos (principalmente fósforo y nitrógeno). Cuando ni la luz ni la temperatura resultan limitantes para la fotosíntesis, entran en juego las concentraciones de nutrientes. Esto se hace visible en mayor medida para el fitoplancton que para los macrófitos, ya que estos últimos pueden obtener los nutrientes de los sedimentos. Cuando la concentración de nutrientes aumenta, se suele producir un incremento en la biomasa fitoplanctónica y, consecuentemente, crece la tasa fotosintética total (no respecto a la biomasa, sino respecto a la unidad de hábitat) (Kirk, 1994). En Carralagroño, como se observará más adelante (capítulo 6), las entradas de nutrientes en ausencia de macrófitos favorecen un espectacular crecimiento de las algas fitoplanctónicas.

Las observaciones llevadas a cabo sobre los macrófitos en la laguna de Carralagroño son coherentes con el típico patrón de producción primaria de los macrófitos de agua dulce en regiones templadas. En los macrófitos que crecen en humedales temporales, la acumulación de biomasa comienza en primavera, como consecuencia del incremento de irradiancia y de temperatura, y alcanza su máxima tasa al principio del verano, presentando también en esta época su máximo de capacidad fotosintética. A medida que el verano avanza en sistemas como Carralagroño, la tasa de acumulación de los macrófitos decrece y éstos entran en su período de senescencia, reduciéndose su biomasa y su capacidad fotosintética por razones como la reducción de la lámina de agua, el exceso de temperatura, los daños producidos por el pastoreo, o los valores excesivamente elevados de pH debidos a la alta producción del fitoplancton (Love y Robinson, 1977).

Ruppia presenta una alta capacidad de aclimatación fotosintética (Santamaría y Hootsmans, 1998). Las tasas de crecimiento (fotosíntesis menos respiración) disminuyen al disminuir la irradiancia, probablemente por el mayor coste metabólico que implica construir y mantener un sistema de aprovechamiento de la luz más eficiente. Cuando bajan las tasas de respiración, el resultado es un incremento de la fotosíntesis neta. *Ruppia*, por tanto, se aclimata a crecer hasta desarrollar cierta biomasa en condiciones de baja irradiancia, aún a un alto precio metabólico. Así, cuando alcanza cierta densidad, tanto la irradiancia disponible como la temperatura del agua ya son mayores, y esto le permite crecer más rápido, florecer, y formar sus semillas. Esto dice mucho de *Ruppia drepanensis* como especie adaptada al frío pero con una gran capacidad de aclimatarse a las rápidas subidas de temperatura que se dan en la primavera tardía en los sistemas temporales en los que vive (Santamaría y Hootsmans, 1998).

Se observa que el ciclo vital de *Chara connivens* en Carralagroño en el ciclo 2003/04 comienza ligeramente antes que el de *Ruppia drepanensis*, puesto que los primeros brotes empiezan a surgir a finales de marzo, mientras que los pies de *Ruppia drepanensis* aparecen en abril. La presencia de *Chara connivens* puede tener un efecto perjudicial para *Cladophora fracta* debido, fundamentalmente, a la competencia por los nutrientes, pero posiblemente también a sustancias alelopáticas producidas por *Chara connivens* (Lürling *et al.*, 2006). Este efecto, unido probablemente a las condiciones ambientales, puede estar potenciando el declive de los fóculos algales y su desaparición total a finales del mes de abril.

Las dos especies de macrófitos estudiadas presentan tasas de producción directamente proporcionales a la irradiancia en el rango de valores medidos en Carralagroño. Incluso para los niveles más elevados de irradiancia registrados, la fotosíntesis de ambas especies de macrófitos parece no llegar a saturarse (figura 5.27). Lo que puede estar sucediendo tiene relación con lo observado por otros autores que afirman que al ser la luz el factor limitante de la fotosíntesis a escala de comunidad, y sobre todo en el caso de los macrófitos, (Van der Bijl *et al.*, 1989; Middelboe y Binzer, 2004; Binzer y Middelboe, 2005; Binzer *et al.*, 2006) la fotosíntesis de estas comunidades no se llega a saturar a valores máximos de irradiancia instantánea ($2 \cdot 10^6 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ según estos autores). El valor máximo de asimilación de carbono medido para *Ruppia drepanensis* en Carralagroño es de $1,28\text{mgCgps}^{-1}\text{h}^{-1}$ en abril, aunque la media de los tres meses en los que la actividad fotosintética prácticamente permanece invariable (junio, julio y agosto) es $0,38\text{mgCgps}^{-1}\text{h}^{-1}$, valor parecido aunque ligeramente menor al máximo de $0,55\text{mgCgps}^{-1}\text{h}^{-1}$ medido en el laboratorio para muestras de *Ruppia drepanensis* de la laguna salina de Fuente de Piedra (Málaga, España) (García, *et al.*, 1991), y al valor medio de $0,68\text{mgCgps}^{-1}\text{h}^{-1}$ medido en diferentes incubaciones de *Ruppia drepanensis* de la marisma de Doñana (Santamaría y Hootsmans, 1998) (utilizando para igualar las unidades la relación de 0,6215 entre el peso seco libre de cenizas y el peso seco calculada para *Ruppia drepanensis* en Carralagroño). Los valores medios de irradiancia de saturación también son similares ($E_k=287 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en Carralagroño frente a $333 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en Fuente de Piedra y $209 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en la marisma de Doñana), y lo mismo sucede con los de Irradiancia de fotoinhibición ($E_{ki}=718 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en Carralagroño frente a $695 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en Fuente de Piedra). El valor máximo de producción medido en Carralagroño para *Ruppia drepanensis* en el mes de abril pudo verse motivado por encontrarse estos organismos en un momento de rápido crecimiento.

Las tasas fotosintéticas medidas para *Chara connivens* en Carralagroño fueron siempre mayores que las observadas para *Ruppia drepanensis*, siendo el promedio de fotosíntesis máxima ($P_m=0,953\text{mgCgps}^{-1}\text{h}^{-1}$) dos veces y media superior al valor equivalente calculado para *Ruppia*, a pesar de que, debido a la mayor densidad media

del carófito (164gpsm^{-2} respecto a 69gpsm^{-2} de *Ruppia*), las diferencias fueron menores cuando se expresó la captación respecto a biomasa que en las medidas tomadas por superficie. Los valores obtenidos se compararon con los medidos por otros autores para especies semejantes, y están en el mismo orden de magnitud, salvo algunas excepciones de valores más altos (tabla 5.11). Para unificar las unidades se asumió una relación de conversión de masa $\text{C}:\text{O}_2=0,312$ (Vollenweider, 1969) y una duración de 10 horas para un día (Kufel y Kufel, 2002).

Tabla 5.11. Valores de producción primaria neta medidos por otros autores para diferentes especies de *Chara*.

Especie	Producción primaria neta ($\text{mgCgps}^{-1}\text{h}^{-1}$)	Lago	Referencia
<i>Chara rudis</i>	1,289 (P_{\max})	Masurian Lakes (Poland)	Pereyra-Ramos, 1981
<i>Chara globularis</i>	0,33	Malham Tarn (England)	Pentecost, 1984
<i>Chara vulgaris</i>	8-13 (P_{\max}) (inicio verano)	Shoe Lake (Michigan, USA)	Hough y Putt, 1988
<i>Chara vulgaris</i>	1-3 (P_{\max}) (verano tardío)	Shoe Lake (Michigan, USA)	Hough y Putt, 1988
<i>Chara globularis</i>	0,5148	Lake Coleridge (New Zeland)	Sorrell <i>et al.</i> , 2001
<i>Chara fibrosa</i>	0,2748	Lake Coleridge (New Zeland)	Sorrell <i>et al.</i> , 2001
<i>Chara coralina</i>	0,6684	Lake Coleridge (New Zeland)	Sorrell <i>et al.</i> , 2001
<i>Chara aspera</i>	3,5758 (P_{\max})	Lake Krankesjön (Sweden)	Blindow <i>et al.</i> , 2003
<i>Chara connivens</i>	0,953 (P_{\max})	Carralagroño (Spain)	

La tasa de fotosíntesis que presentó *Chara* en presencia de luz directa (valores de irradiancia en torno a $800 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$) en el mes de julio es de $83 \text{mgCm}^{-2}\text{h}^{-1}$. Dicho valor fue menor que la tasa de julio a valores inferiores de luz ($102 \text{mgCm}^{-2}\text{h}^{-1}$) y menor también que las tasas máximas (bajo luz directa) observadas en abril ($155 \text{mgCm}^{-2}\text{h}^{-1}$) y junio ($212 \text{mgCm}^{-2}\text{h}^{-1}$). Es decir, *Chara connivens* en el mes de julio presentó una tasa fotosintética máxima menor que las de los meses anteriores, y que se produjo a intensidades de luz más bajas. Esto puede ser porque *Chara connivens*, en esta época, ya había entrado en una fase en la que las irradiancias demasiado altas afectaban a su capacidad fotosintetizadora. En esta época sus poblaciones suelen empezar su período de senescencia, desapareciendo totalmente en agosto. Sin embargo, los pies de *Ruppia drepanensis* suelen mantenerse en condiciones de seguir manteniendo valores positivos de fotosíntesis neta hasta agosto.

Los parámetros fotosintéticos calculados a partir de los ajustes exponenciales pueden contribuir a entender, en algunos casos, las características fisiológicas de los organismos respecto a la fotosíntesis. Se debe considerar, en primer lugar, que se parte de un ajuste de los puntos a una función, y que, a pesar de que partimos de los valores reales, con el ajuste puede perderse, en ocasiones, información fundamental sobre los mismos. Esta reflexión se refiere, sobre todo, a los datos de producción de fitoplancton y fitobentos. Puesto que las curvas P_{vsI} y los parámetros fotosintéticos se usan en fisiología vegetal

para caracterizar especies concretas, debemos ser conscientes de las limitaciones que conlleva emplearlas en la caracterización de poblaciones en las que conviven varias especies que varían en el tiempo cuantitativa y cualitativamente. Los resultados de la fotosíntesis de estas dos fracciones algales reflejan dentro de una misma fracción dos respuestas en forma de picos de fotosíntesis bajo diferentes condiciones de irradiancia (figuras 5.7 y 5.8). Si, como ya sabemos, no hay una única especie sino al menos cinco especies diferentes (mínima diversidad, registrada en junio para el fitoplancton), cada uno de dichos picos corresponderá a la actividad fotosintética de una o varias especies. Por tanto, los parámetros fotosintéticos calculados para la fracción completa de fitoplancton en cada campaña de incubación únicamente resultan orientativos respecto a las características fotosintéticas de la fracción en esa fecha, sin que se puedan asociar a especies o grupos concretos. No es posible ajustar los resultados de la fotosíntesis, que a priori parece presentar dos valores máximos, a dos curvas independientes, debido a que los datos de que se disponen no son suficientes. Además, como ya se ha explicado con anterioridad, se desconoce cual o cuales de las especies presentes corresponden a cada uno de los máximos.

Las algas microscópicas y las floraciones de *Cladophora fracta* presentan mayores tasas fotosintéticas máximas que las dos especies de macrófitos estudiadas en Carralagroño, aunque las diferencias no llegan a ser significativas ($p=0,063$). Esto pone de manifiesto que la producción primaria de fitoplancton, fitobentos o perifiton tiene gran trascendencia en humedales someros, siendo comparable a la de los macrófitos en muchos casos (Robinson *et al.*, 1997). En general, si tenemos en cuenta que las tres fracciones algales están presentes en la laguna en momentos del ciclo hidrológico (otoño e invierno) en los que la irradiancia presenta valores inferiores a los que pueden medirse posteriormente, en primavera o verano, es lógico esperar que dichas fracciones estén adaptadas a una alta eficiencia en dichas condiciones de luz. Binzer y col. (2006) y Sand-Jensen y col. (2007) pusieron de manifiesto la importancia de la luz para la producción macrofítica, afirmando que ésta frecuentemente se subestima a nivel de comunidad, y que se debe tener más en cuenta el efecto de “auto-sombra” que sufren los macrófitos.

La intensidad de luz requerida para saturar la fotosíntesis (E_k), así como el valor de irradiancia de fotoinhibición (E_{ki}), varían marcadamente de unas especies a otras. Además, dichos parámetros dependen de la concentración de CO_2 y de la temperatura (Kirk, 1994). Por tanto, la correlación entre E_k y E_{ki} para todos los conjuntos y subconjuntos de observaciones tomados, así como para todas las estaciones, es lógica. Las fracciones que, bien por sus restricciones fisiológicas o bien por las condiciones ambientales, fotosintetizan mejor a irradiancias bajas, tendrán ambos valores bajos, y las que lo hacen a irradiancias altas, ambos valores altos. Según Kirk (1994), para una especie determinada de algas, el valor de irradiancia de saturación (E_k) es más bajo en

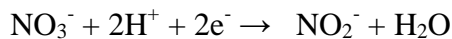
invierno o en primavera que en verano o en otoño, pero se desconoce si se debe únicamente a la temperatura o influyen también otros factores. En nuestro caso, esta tendencia se cumple para el fitoplancton, aunque no se trate de una especie, sino de un conjunto variable de especies.

Los parámetros alfa y beta nos dan información sobre el estado fisiológico de un organismo concreto para hacer la fotosíntesis en un determinado momento y lugar. Por este motivo, la correlación entre ambos tiene sentido. Por otro lado, el hecho de que la fotosíntesis máxima (P_m) de los macrófitos no esté correlacionada con alfa (α) y beta (β), puede significar que la elevada eficiencia fotosintética no implica una tasa de fotosíntesis máxima mayor, sino que los organismos son capaces de producir (sean lo elevadas que sean sus tasa fotosintéticas máximas) independientemente de los niveles de irradiancia.

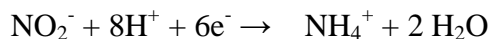
5.4.2. Asimilación de Nitrógeno inorgánico por los productores primarios

En casi todos los compuestos biológicamente activos que contienen nitrógeno éste se encuentra en forma reducida, y por lo tanto, antes de que se pueda utilizar por los organismos para, por ejemplo, sintetizar sus aminoácidos, tiene que ser fijado, es decir, reducido desde N_2 o NO_3^- hasta NH_4^+ , por las algas, macrófitos o bacterias. Cuando la planta o el alga absorben nitratos, éstos deben ser transformados en amonio mediante un proceso denominado “reducción de nitratos” que consume mucha energía. La reducción de los nitratos se da en dos fases:

Primero se reduce a nitrito en una reacción catalizada por la nitrato reductasa,



y luego se reduce a amonio, en una segunda reacción catalizada por la nitrito reductasa.



Por este motivo, los organismos fotosintéticos sólo absorben nitratos cuando se ven forzados a ello por escasez de amonio (Eppley *et al.*, 1969, Syrett, 1981, Dorch y Conway, 1984), y esto parece ser también lo que sucede en Carralagroño (figura 5.28).

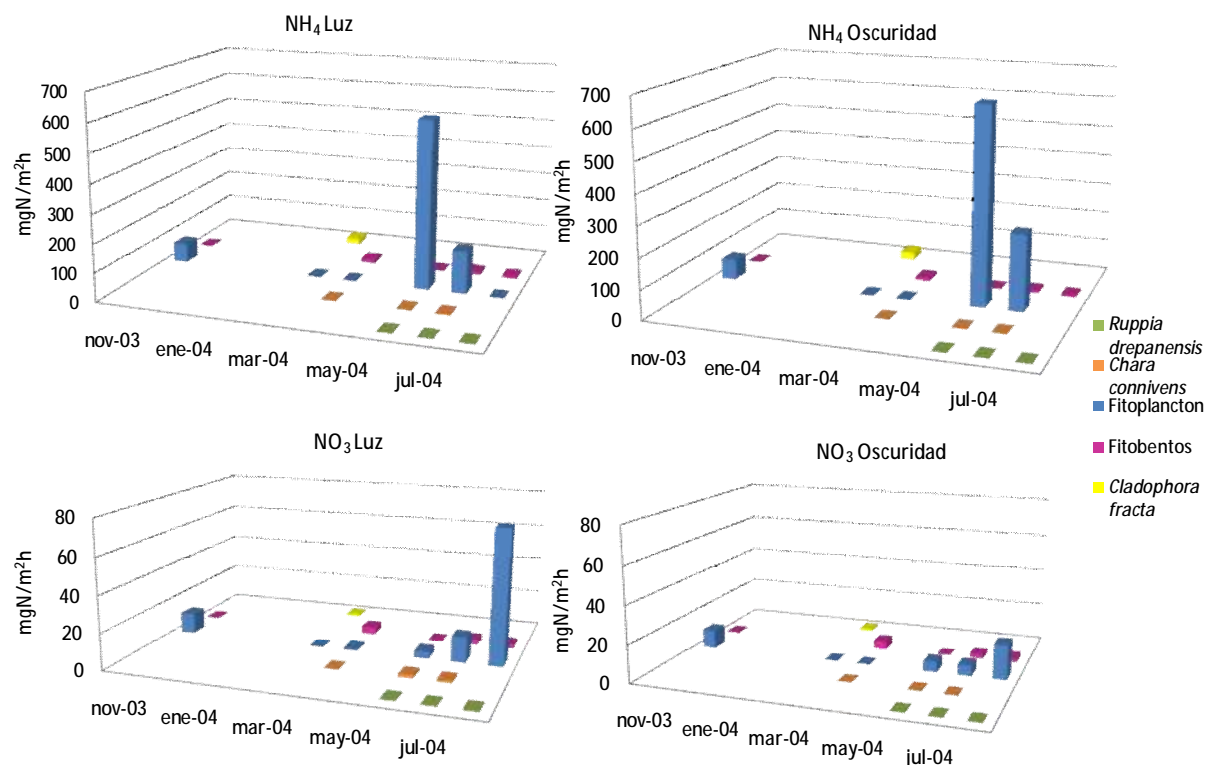


Figura 5.28. Asimilación de Nitrógeno inorgánico en forma de amonio y nitratos y en condiciones de luz y oscuridad por los productores primarios en la laguna de Carralagroño en el ciclo hidrológico 2003/04. Nótese las diferencias de escala entre los dos gráficos de amonio y los dos de nitratos.

La alta asimilación de nitrógeno observada para la fracción del fitoplancton concuerda con sus altas tasas de fotosíntesis respecto al resto de las fracciones del sistema. Cuanto mayor es la fijación de carbono, más cantidad de nitrógeno necesita un organismo para producir biomasa.

Si nos referimos a la captación de nitratos, se aprecian diferencias significativas entre luz y oscuridad para los macrófitos, pero no para las algas (figuras 5.16 y 5.17). Lo que puede estar ocurriendo es que los organismos algales (fitoplancton, fitobentos y *Cladophora fracta*), al detectar pulsos de nutrientes, los asimilan, incluso en condiciones de oscuridad, por encima de sus necesidades, y los acumulan en forma de gránulos de reserva, para utilizarlos en otros momentos en los que puedan realizar la fotosíntesis y dispongan de ATP, y así transformarlos en biomasa. Respecto a la asimilación de amonio, esta misma estrategia de asimilación en oscuridad puede estar llevándose a cabo tanto para las algas como para los macrófitos (figura 5.15).

En agosto, ya con los macrófitos en proceso de descomposición, el fitoplancton se encuentra en una situación de máxima irradiancia y de escasa competencia por los nutrientes. Aunque la concentración de amonio inorgánico no ha descendido, la concentración de nitratos es notablemente mayor que en meses anteriores. En este contexto, es el único momento en el que su asimilación de nitratos se sitúa por encima de la del amonio. Esta situación no se da para el fitobentos, que alcanza valores altos de captación de nitrógeno en las dos formas estudiadas ($3,1 \text{ mgNm}^{-2}\text{h}^{-1}$ de promedio para los nitratos y $9,8 \text{ mgNm}^{-2}\text{h}^{-1}$ de promedio para el amonio) para cantidades intermedias de fotones totales recibidos, aproximadamente entre 6 y 12 Em^{-2} . En los meses en los que se dan irradiancias fuera de ese rango ($2,1 \text{ Em}^{-2}$ de media en noviembre y $18,5 \text{ Em}^{-2}$ de media en junio), aunque la irradiancia instantánea no siga el mismo patrón, se alcanzan valores promedio de incorporación de $0,29 \text{ mgNm}^{-2}\text{h}^{-1}$ para los nitratos y $0,84 \text{ mgNm}^{-2}\text{h}^{-1}$ para el amonio (figura 5.29). Por tanto, en lo que respecta a la incorporación de nitrógeno por parte del fitobentos, habría diferencias entre la que tiene lugar a valores altos de irradiancia instantánea y la que se produce a valores altos de cantidad total de fotones recibidos. Es decir, independientemente del valor de irradiancia instantánea, tanto por debajo como por encima de un rango determinado de fotones recibidos, la captación de nitrógeno desciende a valores mínimos. Puede ocurrir que la causa principal de esta situación no sea la irradiancia total, sino otras circunstancias como las concentraciones de nutrientes o la presencia de depredadores.

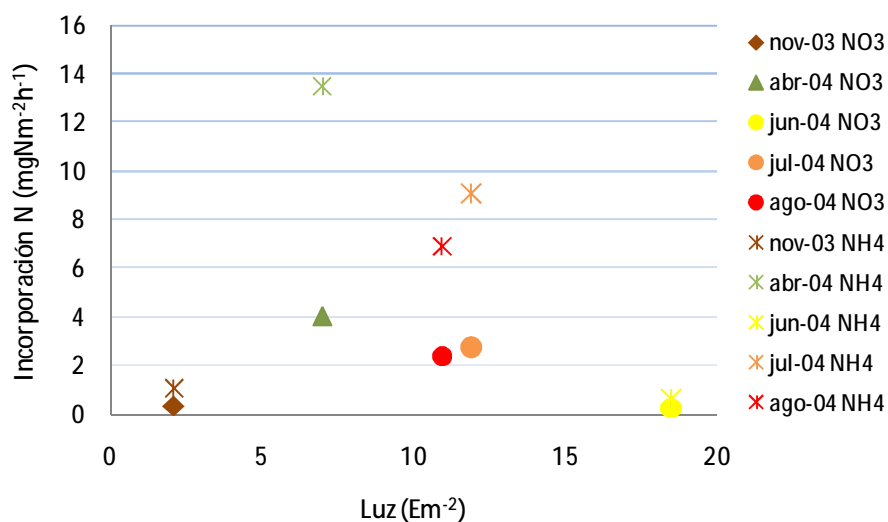


Figura 5.29. Asimilación de los dos compuestos de nitrógeno inorgánico por parte del fitobentos en diferentes condiciones de luz que vienen dadas por la variación estacional de la irradiancia.

Respecto a la relación detectada entre la captación de amonio en luz y en oscuridad por parte del fitobentos (figura 5.22), lo que nos está revelando es que el fitobentos se

comporta todo el tiempo de la misma manera desde el punto de vista fisiológico, por eso las captaciones en luz y oscuridad son proporcionales. Esto podría llevarnos a pensar que la composición de la comunidad no varía de manera significativa a lo largo del ciclo hidrológico, pero no disponemos de datos de composición de la comunidad para contrastar adecuadamente esta hipótesis. Únicamente podríamos basarnos en la composición de la comunidad fitobentónica analizada durante los ciclos 2005/06 y 2006/07 y reflejada en el capítulo 4, que verdaderamente no parece variar demasiado.

Durante el período de estudio, *Chara connivens* alcanza, en todos los tratamientos, valores mayores de fijación de nitrógeno (tanto por superficie como por biomasa) que *Ruppia drepanensis*. La única excepción se da para los nitratos en condiciones de oscuridad, situación para la cual la absorción por parte de *Ruppia* es mayor. La captación de nitrógeno en *Chara* está condicionada por la presencia de luz, ya que prefiere captar nitratos y gastar energía en reducirlos a amonio si es en presencia de luz (como promedio asimila $1,01 \text{ mgNm}^{-2}\text{h}^{-1}$), en lugar de captar amonio en condiciones de oscuridad (como promedio asimila $0,80 \text{ mgNm}^{-2}\text{h}^{-1}$). La asimilación de nutrientes, en este caso, va a la par que la fotosíntesis, ya que cuando los organismos están asimilando carbono es cuando deben realizar una mayor captación de nutrientes para producir biomasa. Por tanto, es lógico que en situación de oscuridad, en la que no se realiza la fotosíntesis, la asimilación de nitrógeno, aunque se trate amonio, por parte de *Chara connivens*, se vea reducida respecto a la situación de luz.

5.5. Conclusiones

- La variación de la composición de la comunidad de productores de Carralagroño a lo largo del ciclo hidrológico viene dada por sus ciclos de vida. Al principio del ciclo, las algas microscópicas son los únicos productores primarios del sistema. A partir del mes de febrero deben compartir luz y nutrientes con las formaciones de *Cladophora fracta*, y después con los macrófitos, primero con *Chara connivens* y luego con *Ruppia drepanensis*.
- La producción primaria registrada en la laguna presenta valores elevados, si se compara con lo descrito por otros autores.
- El fitoplancton es la fracción del sistema que globalmente más carbono y más nitrógeno por unidad de hábitat asimila, seguido de los tapetes flotantes de *Cladophora fracta*, de las poblaciones de fitobentos, de *Chara connivens* y de *Ruppia drepanensis*. Este orden de importancia se mantiene para ambos nutrientes como tónica general en el ciclo hidrológico.
- Fitoplancton, fitobentos y *Cladophora fracta* presentan picos de producción a diferentes valores de irradiancia y en diferentes épocas del año, que estarían relacionados con la dominancia temporal de especies o de grupos de células mejor adaptados a dichas irradiancias.
- Dentro de los macrófitos, la producción primaria y la captación de nitrógeno por superficie de *Chara connivens* se sitúan, durante todos los momentos del ciclo en que ambas coinciden, por encima de las de *Ruppia drepanensis*. Sin embargo, teniendo en cuenta que la cobertura y la persistencia de *Ruppia* son mayores en Carralagroño, la aportación anual de ambas al total de la laguna es muy similar.
- La irradiancia de saturación (E_k) está siempre correlacionada con la irradiancia de fotoinhibición (E_{ki}). Para los macrófitos, alfa (α) se correlaciona con beta (β).
- El amonio es el compuesto de nitrógeno preferido por todos los organismos. La captación de amonio se produce de manera similar tanto en luz como en oscuridad. La presencia de luz no afecta a la asimilación de nitrato de las fracciones algales, pero sí favorece significativamente la asimilación de nitrato por parte de los macrófitos.

6. EFECTOS DE LA ADICIÓN DE NUTRIENTES

6.1. Introducción

Una vez descrita la hidromorfología, la dinámica fisicoquímica y la composición de la comunidad biológica de la laguna, y abordados los mecanismos de entrada de materia y energía a la laguna a través de sus productores primarios, una comprensión más completa del funcionamiento del medio debe incluir el abordaje del estudio de las alteraciones fisicoquímicas y del comportamiento de los organismos frente a las variaciones en la concentración de nutrientes. Trabajar sobre este aspecto de la limnología funcional de Carralagroño se hace aún más necesario teniendo en cuenta la situación concreta de la laguna respecto a la explotación antrópica de su cuenca y todo lo que ello implica respecto a los nutrientes.

Desde hace unos años, se viene ejerciendo sobre la laguna de Carralagroño una fuerte presión antrópica, basada, fundamentalmente, en la explotación agrícola de la práctica totalidad de la cuenca superficial a través del cultivo de la vid. La presencia de dichos cultivos conlleva un incremento muy acusado de la entrada de nutrientes al sistema. Esta situación ha venido acompañada del deterioro ecológico de la laguna y de la presencia en ella de *blooms* primaverales de clorofíceas filamentosas de la especie *Cladophora fracta*, que cubren más del 75% de su superficie (Gobierno Vasco, 2004).

La respuesta de humedales salinos a situaciones de este tipo puede ser muy variable dependiendo de las relaciones iónicas que en ellos tengan lugar. Los procesos de eutrofización que se desencadenan como respuesta al incremento de nutrientes en los ecosistemas de agua dulce han sido estudiados en muchas ocasiones. Sin embargo, son muy escasos los trabajos realizados en esta línea en humedales salinos en nuestro país (Díaz *et al.*, 1998, Alcorlo *et al.* 2001).

Partiendo de la hipótesis que relaciona la entrada de nutrientes con los *blooms* algales y el deterioro ecológico de Carralagroño, se decidió realizar un experimento de simulación que permitiera identificar el comportamiento del ecosistema salino frente a los incrementos de nutrientes. A través de la observación, a lo largo del experimento, de una serie de variables fisicoquímicas fundamentales, y del comportamiento de las comunidades biológicas, se pretendió inferir el papel que juegan los organismos en presencia de variaciones controladas de nutrientes, así como comprender el

funcionamiento de los procesos fisicoquímicos del ecosistema. De esta forma, y si se verifica la influencia negativa de la presión agrícola sobre la laguna, se podrá abordar la gestión de la laguna y del Biotopo Protegido al que pertenece desde un conocimiento más profundo de los procesos que en ella tienen lugar.

6.2.Metodología

Para el estudio de las consecuencias de la adición de nutrientes al ecosistema que constituye la laguna de Carralagroño, se diseñó un experimento consistente en una simulación, a través de mesocosmos colocados en la propia laguna, que permitiera observar de qué manera afectaban las entradas de los diferentes nutrientes.



Figura 6.1. Ubicación de los mesocosmos en la laguna.

El bioensayo se realizó en una zona de aproximadamente 30m² situada al oeste de la cubeta lagunar, que se consideró representativa de la laguna. Dentro de dicha zona había manchas de sustrato lagunar cubiertas por macrófitos (*Ruppia drepanensis*) y también porciones de sustrato desnudo. Se colocaron una serie de mesocosmos cilíndricos de metacrilato transparente de 60cm de alto por 19,5cm de diámetro interior, insertados en el fondo de la laguna, introduciendo una porción del tubo de unos 10cm de altura en el sedimento. El volumen total de agua que contenían los tubos era de aproximadamente 12 litros (figura 6.1.).

Se aplicaron tres tratamientos diferentes (nitrógeno (N), fósforo (P) y nitrógeno+fósforo (NP)), además del control (C), al que no se añadió ningún compuesto (tabla 6.1. y figura 6.2). La relación entre las cantidades añadidas de ambos nutrientes (N:P) se decidió basándose en la relación existente en el agua de la laguna, que osciló entre un valor mínimo de 7 y uno máximo de 110 en los datos previos al ciclo 2003/04 (ver capítulo 3). Cada uno de los tratamientos se realizó en mesocosmos situados sobre sedimento con presencia (+) y ausencia (-) de macrófitos (*Ruppia drepanensis*). De cada tratamiento en cada situación se hicieron tres réplicas, es decir, tres mesocosmos.

Además se incluyó una cuarta réplica para tener bien una fuente de agua disponible en caso de que fuera necesario rellenar las otras, o bien un mesocosmos extra a utilizar en caso de accidente con alguno de los otros. Todos los mesocosmos se colocaron próximos entre sí, de modo que no hubiera duda de la homogeneidad de condiciones.

Tabla 6.1. Tratamientos de adición de nutrientes realizados a los mesocosmos. Las cantidades corresponden a cada pulso de nutrientes.

Tratamiento	Nutriente añadido	Concentración final
Control (C)	-	-
Nitrógeno (N)	10ml de NO_3NH_4 52g/l	500µM de N (7000µg/l de N en forma NO_3 y 7000µg/l de N en forma NH_4)
Fósforo (P)	10ml de NaH_2PO_4 1,7288g/l	5µM de P (155µg/l de P)
Nitrógeno y Fósforo (N+P)	10ml de NO_3NH_4 52g/l + 10ml de NaH_2PO_4 1,7288g/l	500µM de N y 5µM de P

Se realizaron cuatro adiciones de nutrientes (fertilizaciones) a lo largo de un período de 32 días. Se tomaron muestras de agua del interior de los mesocosmos antes (t1, t3, t4 y t5) y después (t1', t3', t4', t5') de cada fertilización (tabla 6.2.). La primera muestra (t1) se recogió para conocer las condiciones de partida. Las demás muestras previas a fertilizar se tomaron con la idea de conocer la reacción y los cambios que sufre el agua de la laguna unos días después de haber recibido la entrada de nutrientes. Con las muestras tomadas tras las entradas de nutrientes, se pretendía saber cómo queda el agua en el primer momento tras fertilizar. Además, entre las dos primeras fertilizaciones, aunque se dejó un período de tiempo de 10 días, se tomó una muestra a los 4 días de la primera fertilización (t2), para conocer con más detalle la evolución de la laguna en ese primer período. Además, se tomó una muestra de las condiciones finales, una semana después de la última fertilización (t6).

Tabla 6.2. Calendario del bioensayo

10-may	11	12	13	14	15	16
					t1: montaje y fertilizar	t1'
17	18	19	20	21	22	23
		t2				
24	25	26	27	28	29	30
	t3 fertilizar		t3'			
31	01-jun	2	3	4	5	6
	t4 fertilizar		t4'			
7	8	9	10	11	12	13
	t5 fertilizar	t5'				
14	15	16	17	18	19	20
	t6					

La cuarta réplica de cada tratamiento en cada situación se utilizó para añadir agua a los mesocosmos de las otras tres réplicas tras las campañas t1', t3', t4' y t5', posteriores a las fertilizaciones, ya que se observó una disminución de profundidad respecto a la laguna, debida tanto a la evaporación, como a la detracción de volumen efectuada con la propia toma de muestras.

Además, en cada campaña, se procedía a la retirada de brotes de macrófitos de los mesocosmos sobre suelo desnudo. Por último, se llevaba a cabo la observación y anotación de posibles cambios en la coloración o aspecto del agua de los tubos, así como aparición de masas de algas o de macrófitos.



Figura 6.2. A) Fertilización de los mesocosmos. B) Presencia de algas en un mesocosmos sobre suelo desnudo.

Se realizaron análisis fisicoquímicos de las muestras de agua, tanto in situ (T, pH, CE, OD), como en el laboratorio (P_{RS} , P_T , NO_3^- , NH_4^+ , y N_T), y se estudiaron también variables bióticas generales del ecosistema (clorofila *a* y actividad fosfatasa alcalina), siguiendo los métodos expuestos en el capítulo 3 (apartado 3.2). La actividad fosfatasa alcalina se midió mediante el método fluorimétrico, que se basa en el empleo del sustrato MUB-P y de un tampón de glicina (Hoppe, 1983), que se incubaron con la muestra. Para parar la reacción de la enzima, se usó como terminador EDTA. A través de un fluorímetro, se midió el sustrato procesado por la muestra en diferentes períodos de tiempo y así se obtuvo de forma indirecta la actividad fosfatasa alcalina por unidad de volumen y por hora.

También se conservó parte de la muestra de agua de cada mesocosmos para conocer la evolución de la comunidad fitoplanctónica, su composición y su abundancia. La preparación de las muestras y las identificaciones taxonómicas del fitoplancton se llevaron a cabo por el método ya explicado en el capítulo 4. Asimismo, se realizó un seguimiento del bacterioplancton del interior de los mesocosmos durante todas las campañas del bioensayo, para lo cual se empleó el método descrito en el capítulo 4. Del agua obtenida de los mesocosmos en las campañas posteriores a las fertilizaciones se midieron todas las variables excepto P_T , N_T , fitoplancton, clorofila *a* y APA, ya que se consideraron variables que no iban a sufrir cambios sustanciales en períodos tan cortos de tiempo. En todos los casos se emplearon métodos analíticos estandarizados (Hoppe, 1983, APHA, 1992). Además se realizó, paralelamente, un seguimiento del agua de la laguna (fuera de los mesocosmos) durante el período en el que tuvo lugar el experimento (ver capítulo 3, tabla 3.2).

Además del agua y de las comunidades que estaban presentes en ella durante el bioensayo, se decidió analizar algunas variables químicas y biológicas en el sedimento en cada uno de los mesocosmos (N_T , P_T y clorofila *a*). La recogida de muestras se hizo con sacabocados de 6cm de diámetro y las muestras se conservaron congeladas (a -4°C). Los análisis se realizaron a través de los mismos métodos empleados para las aguas, realizando las extracciones previas del sedimento seco (N_T y P_T) o fresco (clorofila *a*). Las técnicas de conservación y análisis de estos parámetros se resumen en la tabla 6.3.

Para intentar estimar los niveles de producción primaria y captación de nutrientes de la comunidad de productores presentes en el ecosistema y sometidos a los pulsos de nutrientes, se llevaron a cabo, en tres momentos del experimento, incubaciones controladas de testigos de cada uno de los productores (fitoplancton, fitobentos y *Ruppia*) con isótopos estables de carbono (^{13}C) y de nitrógeno (^{15}N). La metodología empleada en dichas incubaciones fue la misma que se describe en el apartado 5.2.1.2. del capítulo 5. También se calculó el peso seco (p.s.) final de los macrófitos presentes en la mitad de los mesocosmos (mesocosmos con macrófitos, denominados “+”) para obtener una medida indirecta de la producción en cada uno de los tratamientos. Para ello, el último día, antes de retirar los mesocosmos de la laguna, se segaron los macrófitos presentes en los mesocosmos “+”, y se procedió posteriormente a su lavado, secado, combustión y pesado. Del mismo modo, se tomaron fragmentos superficiales (*cores*) de sedimento, para comparar con la concentración de nutrientes y de clorofila *a* de las muestras iniciales (tabla 6.3).

Tabla 6.3. Metodologías empleadas en el análisis de las diferentes variables fisicoquímicas (R: conservación a 4°C; O: conservación en oscuridad).

Parámetro	Recipiente	Técnica	Conservación	Equipo / Referencia
Nitrógeno Total del sedimento	Polipropileno	Colorimétrico (digestión alcalina+ultravioleta)	R,O	APHA (1992)
Fósforo Total del sedimento	Polipropileno	Colorimétrico (digestión ácida con persulfato+ ácido ascórbico)	R,O	APHA (1992)
Clorofila <i>a</i> del sedimento	Polipropileno	Colorimétrico (extracción por sonicado con acetona)	R,O	APHA (1992)
p.s. final de macrófitos	Polipropileno	Peso seco	R,O	APHA (1992)

También al final del experimento se tomaron muestras cuantitativas de las comunidades zooplanctónica y zoobentónica presentes en el interior de los mesocosmos. Para estudiar la población zooplanctónica, se filtró el volumen total de agua contenida en cada uno de los cilindros y no utilizada para otros análisis, midiéndolo previamente, con una manga manual específica para zooplancton, de 50µm de tamaño de poro. Posteriormente, tras el segado de los macrófitos, se obtuvo, de cada mesocosmos, una muestra de un fragmento de sedimento de 2-3cm de profundidad y 57mm de radio, 25,5cm² de superficie, para estudiar el zoobentos de manera cuantitativa. Ambos tipos de muestras se trasladaron al laboratorio para su posterior identificación y recuento, según la metodología explicada en el capítulo 4 apartado 4.2.

Para los análisis estadísticos se empleó el programa SPSS 17.0 para Windows. Se realizó un ANOVA de medidas repetidas para cada uno de los parámetros fisicoquímicos (T^a, CE, pH, OD, P_{RS}, P_T, NH₄, NO₃ y N_T) y biológicos (clorofila *a* y APA) que se midieron varias veces a lo largo del experimento. Para ello se definieron diez niveles intra-sujetos (factor intra-sujetos="tiempo") para las variables que se midieron durante todos los muestreos del experimento, y seis niveles para las que se midieron sólo antes de las fertilizaciones. Los factores inter-sujetos estudiados fueron "tratamiento", que se refiere a la adición o no adición (control) de los diferentes nutrientes, por separado o juntos, y "macrófitos", con los niveles presencia y ausencia. Seguidamente, se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov, para comprobar si los residuos estandarizados de cada variable obtenidos del ANOVA seguían una distribución normal. También se comprobó la hipótesis de homogeneidad de varianzas de los grupos.

Se encontraron variables para las que más de uno de los niveles intra-sujetos resultaba seguir una distribución significativamente diferente a una normal (Chlo *a*, NO₃⁻ y NH₄⁺). Éstas se sometieron a la prueba de Kruskal Wallis. De este modo se comprobó la influencia de los factores tratamiento y macrófitos sobre ellas a través de un análisis no paramétrico. Además, se efectuaron distintas transformaciones (logarítmicas y

arcosénicas) de las variables para resolver los problemas de sesgo y curtosis de las distribuciones.

En algunos casos, para realizar representaciones gráficas que permitieran explorar el comportamiento de las variables por el efecto directo de las fertilizaciones, se utilizó un factor que se denominó “momento”, cuyos niveles fueron 0: antes de fertilizar y 1: después de fertilizar.

Para el estudio de todas las demás variables medidas durante el bioensayo, tanto las de composición del sedimento como las de abundancia, biomasa o biovolumen de las comunidades biológicas, como las referidas a las tasas de producción primaria, se emplearon análisis de tipo ANOVA que permitieron evaluar el efecto sobre ellas de la aplicación de los diferentes tratamientos, de la presencia o ausencia de macrófitos y del paso del tiempo (este último obviamente no se incluyó en el caso de las variables que se midieron sólo al final del experimento).

Previamente a todos los análisis, se comprobó la normalidad de los datos de cada variable mediante un test de Kolmogorov-Smirnov, y en los casos en los que fue necesario, se transformó la variable. La mayoría de las veces, los problemas de normalidad quedaron resueltos con una transformación logarítmica.

Respecto a las variables analizadas con el ANOVA que dieron un resultado significativo para el factor tratamiento, se aplicaron los test a posteriori de Tukey y Bonferroni para determinar las diferencias entre grupos.

Además, para comprobar si la abundancia de la comunidad bacteriopláctónica se relacionaba con la abundancia de los diferentes productores primarios, se empleó el test de correlación de Pearson.

Para completar el estudio de las causas de la variación de la abundancia de las comunidades zoopláctónica y zoobentónica existente en los diferentes mesocosmos al final del bioensayo, se incluyeron, además de los factores ya mencionados, otros dos que se denominaron “algas” y “clorofila” (tabla 6.4). El primero se refería a la presencia de *blooms* de algas en el interior de los mesocosmos en el momento en que se realizó el muestreo, y el segundo a los valores de concentración de clorofila *a*. Los niveles de concentración de clorofila *a* del factor “clorofila” se establecieron en función de los

resultados obtenidos para esta variable en el interior de los mesocosmos, y se fijaron de tal forma que cubrieran todo el rango de concentraciones observadas para esta variable.

Tabla 6.4. Factores empleados para comprobar el efecto de las diferentes variables independientes sobre las comunidades zooplanctónica y zoobentónica.

Factor	Niveles		Observaciones
Nitrógeno	Si	No	Mesocosmos fertilizados o no con cada nutriente
Fósforo	Si	No	
Macrófitos	Si	No	Presencia o ausencia de macrófitos
Fecha	t1	t6	Inicio y fin del experimento
Algas	Si	No	Presencia o ausencia de flóculos de algas
Clorofila	Si	No	Si: >150µg/l; No: <8µg/l

6.3.Resultados

Todas las variables, excepto la actividad fosfatasa alcalina (APA), mostraron cambios o tendencias en el tiempo estadísticamente significativas ($p < 0,05$), independientemente de los factores inter-sujetos observados. Lo mismo sucedió cuando se estudió la significación de la interacción de los factores tiempo y tratamiento, así como el factor tratamiento independientemente del tiempo. Las interacciones tiempo*macrófitos y tiempo*macrófitos*tratamiento, se comportaron igual que los factores anteriores, pero hubo una variable más que antes, el N_T , que no presentó diferencias significativas ($p > 0,05$) debidas a dichos factores entre los valores de los mesocosmos. La presencia o ausencia de macrófitos, por sí sola, sin adiciones de nutrientes y sin tener en cuenta el transcurso del tiempo, condicionó los valores de todas las variables fisicoquímicas del agua excepto P_{RS} , P_T y NO_3^- . Los valores de P_T y de NO_3^- tampoco parecieron verse significativamente influidos ($p > 0,05$) por la interacción entre los dos factores inter-sujetos (macrófitos y tratamiento) (tabla 6.5).

Tabla 6.5. Resultados de los ANOVA de medidas repetidas ($p < 0,05$) realizados para las variables medidas durante todo el bioensayos.

Factores	T	CE	pH	OD	Prs	Pt	APA	NH_4^+	NO_3^-	Nt	Chla
Tiempo (intrasujetos)											
Tiempo*Macrófitos (intrasujetos)											
Tiempo*Tratamiento (intrasujetos)											
Tiempo*Macrófitos*Tratamiento (intrasujetos)											
Macrófitos (intersujetos)											
Tratamiento (intersujetos)											
Macrófitos*Tratamiento (intersujetos)											

La aplicación de los diferentes tratamientos tuvo un efecto significativo ($p < 0,05$) sobre todas las variables medidas al final del experimento en los mesocosmos, excepto sobre el P_{Tsed} . Las concentraciones de P_{Tsed} se vieron afectadas ($p < 0,05$) por la interacción entre los factores macrófitos y tratamiento. El factor macrófitos por sí solo no provocó efectos significativos sobre ninguna de estas variables (tabla 6.6).

Tabla 6.6. Resultados de los ANOVA univariantes ($p < 0,05$) realizados para las variables medidas al final del bioensayo.

Factores	Ptsed	Ntsed	Chlased	p.s.
Tratamiento				
Macrófitos				
Macrófitos*Tratamiento				

A continuación, se describe por separado la evolución de las distintas variables.

6.3.1. Variables fisicoquímicas

6.3.1.1. Conductividad eléctrica

La conductividad eléctrica (CE) en el interior de los mesocosmos experimentó un incremento general a lo largo del experimento que pareció más acusado en los mesocosmos sin macrófitos (figura 6.3). Estadísticamente, ambos factores (macrófitos y tratamiento) provocaron una respuesta significativa ($p < 0,05$) en la variable.

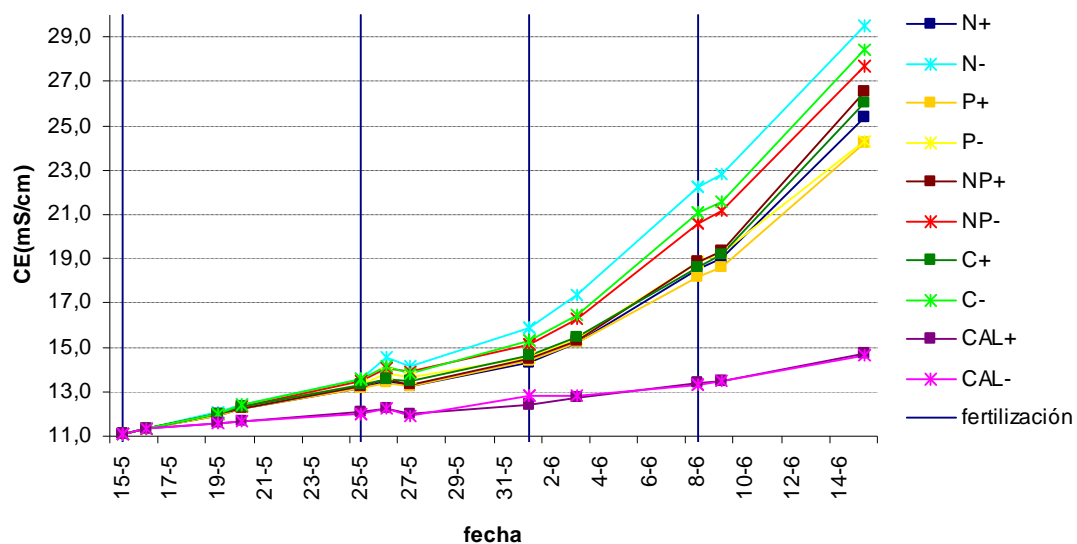


Figura 6.3. Evolución temporal de los valores medios de Conductividad eléctrica en los distintos mesocosmos y en la laguna. Los valores de la laguna se denominan CAL+ en presencia y CAL- en ausencia de macrófitos, y las fertilizaciones se representan con líneas azules verticales.

6.3.1.2. pH

La influencia que ejercieron ambos factores (macrófitos y tratamiento) y su interacción sobre el pH fue significativa ($p < 0,05$) (figura 6.4). Los valores más altos de pH se dieron siempre en presencia de macrófitos. Sin embargo, se apreció que, en presencia de macrófitos, la adición de fósforo no hizo variar a la larga el comportamiento de los valores de pH (figura 6.5.a). Dichos valores descendieron justo después de las fertilizaciones (momento 1, figura 6.5.b), recuperándose posteriormente. En esta situación de presencia de macrófitos, fue en la que la influencia de la adición de nitrógeno sobre el descenso de pH asociado a la fertilización fue más clara (figura 6.4). En los mesocosmos sobre suelo desnudo, la adición de fósforo sí determinó las oscilaciones de pH.

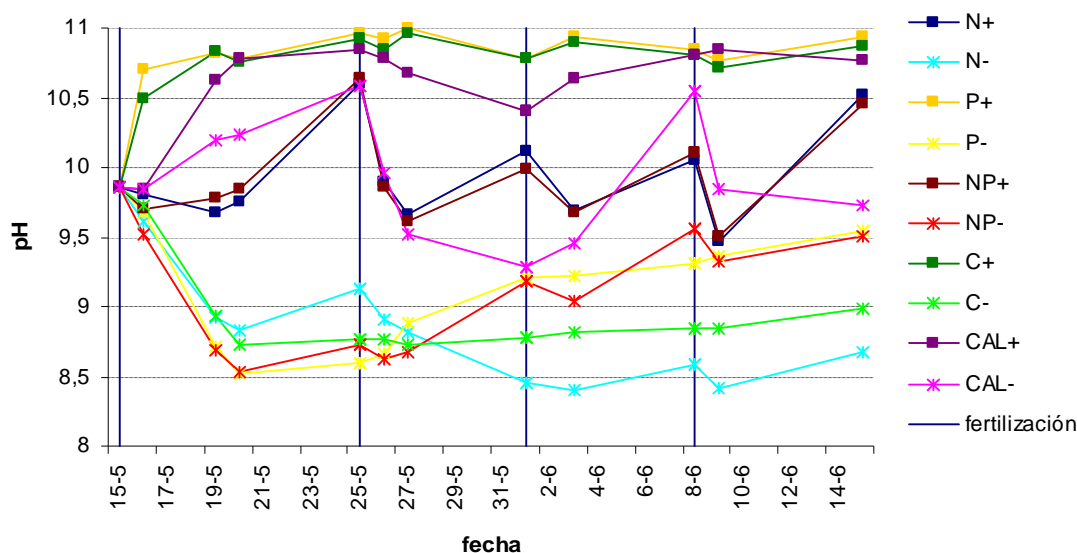


Figura 6.4. Evolución temporal de los valores medios de pH en los distintos mesocosmos y en la laguna.

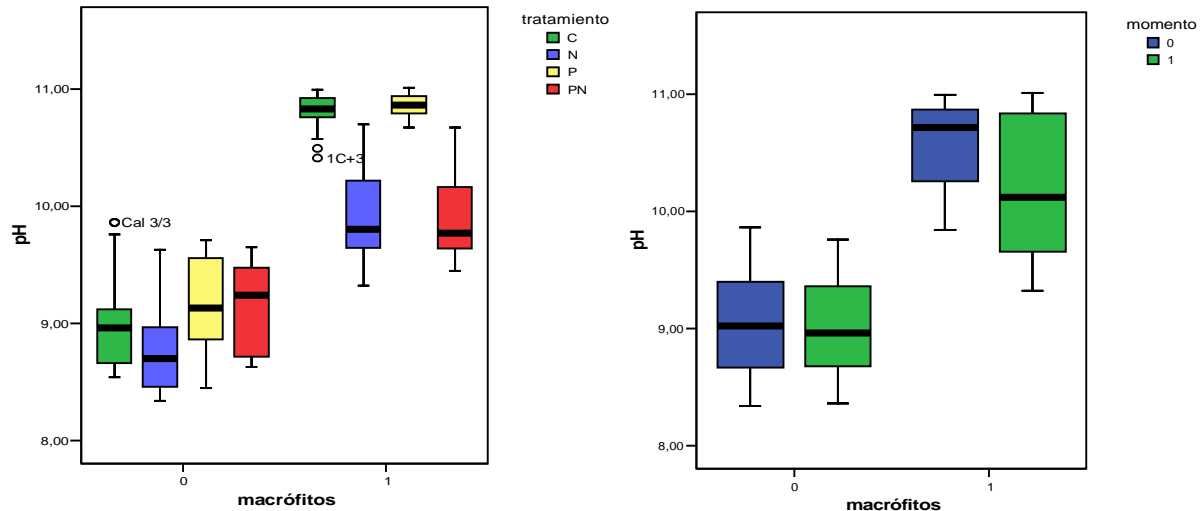


Figura 6.5. a) Diagrama de cajas y bigotes: Valores de pH en función de macrófitos*tratamiento en los mesocosmos.

b) Diagrama de cajas y bigotes: Valores de pH en función de macrófitos*momento en los mesocosmos. El factor momento presenta dos niveles: 0, antes de fertilizar y 1, después de fertilizar.

6.3.1.3.Oxígeno disuelto

Inicialmente, los valores de porcentaje saturación de oxígeno en los mesocosmos sin macrófitos fueron claramente inferiores a los de los mesocosmos con macrófitos. A medida que avanzó el experimento, los valores de unos y otros se fueron solapando, superando incluso los primeros a los segundos en algunos momentos (figura 6.6). Tanto los dos factores (macrófitos y tratamiento) por separado, como sus interacciones, influyeron significativamente ($p < 0,05$) sobre los niveles de oxígeno disuelto.

En general, se observó que, exceptuando el tratamiento NP, las oscilaciones de los valores de oxígeno, así como las diferencias entre tratamientos, fueron mucho menos acusadas en los mesocosmos sin macrófitos. En presencia de *Ruppia* sí se observó que los mesocosmos N+ y NP+ presentaron durante todo el bioensayo valores similares, y lo mismo ocurrió con C+ y P+. Además, en general, cuando uno de estos dos grupos de mesocosmos experimentaba un descenso en los valores de oxígeno, el otro grupo mostraba un incremento, y a la inversa. Concretamente, en los mesocosmos a los que se añadió nitrógeno, se observaron bajadas de oxígeno inmediatamente posteriores a las adiciones. Estas bajadas fueron seguidas de posteriores recuperaciones. Los mesocosmos C+ y P+ mostraron picos de oxígeno posteriores a las fertilizaciones, que después bajaron de nuevo al llegar a la siguiente adición (figura 6.6).

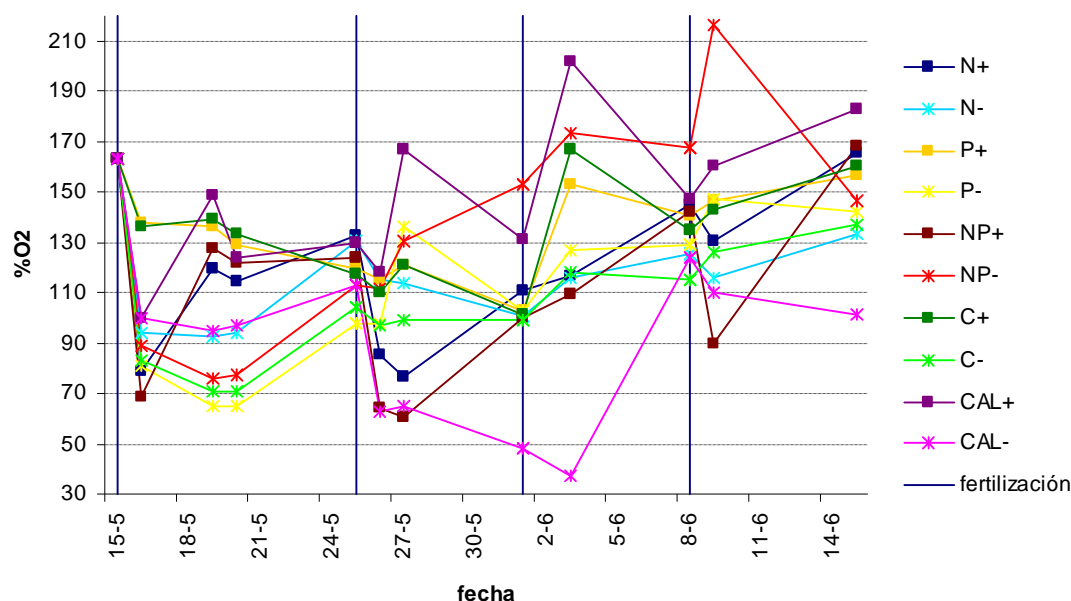


Figura 6.6. Evolución temporal de los valores medios de porcentaje de Oxígeno disuelto en los distintos mesocosmos y en la laguna.

Además de los análisis estadísticos realizados para todas las variables, en el caso del oxígeno disuelto se pretendió evaluar el efecto de los diferentes factores del bioensayo sobre las variaciones diarias de oxígeno. Para ello, se realizó una prueba de ANOVA univariante con cuatro factores. Todos los factores estudiados (“hora solar”, “macrófitos”, “fecha” y “tratamiento”), resultaron ser significativos ($p < 0,05$) individualmente en las variaciones que experimentaron los valores de oxígeno, así como algunas de las interacciones entre los mismos (“hora solar*macrófitos”, “hora solar*fecha”, “macrófitos*fecha”, “macrófitos*tratamiento”, “fecha*tratamiento” y “macrófitos*fecha*tratamiento”). Los valores de porcentaje de oxígeno aumentaron a lo largo del día. También se produjo un incremento en los valores de oxígeno disuelto a medida que avanzaba el experimento (figura 6.7).

Respecto a las diferencias significativas existentes en función del tratamiento aplicado, P fue el tratamiento que mostró valores mayores de oxígeno junto con los controles sin adiciones (C), que siempre estuvieron ligeramente por debajo, mientras que los tratamientos N y NP fueron los que alcanzaron concentraciones de oxígeno menores. Sin embargo, para estudiar qué factores se asociaron a mayores variaciones diurnas de oxígeno, se observaron los que tuvieron influencia significativa sobre los valores de oxígeno en interacción con la “hora solar”, y éstos fueron “macrófitos” y “fecha”. Los incrementos diarios de oxígeno disuelto se vieron favorecidos por la presencia de

macrófitos ($p<0,05$), y fueron significativamente mayores ($p<0,05$) en la mayoría de los mesocosmos a medida que avanzó el experimento (figuras 6.7 y 6.8).

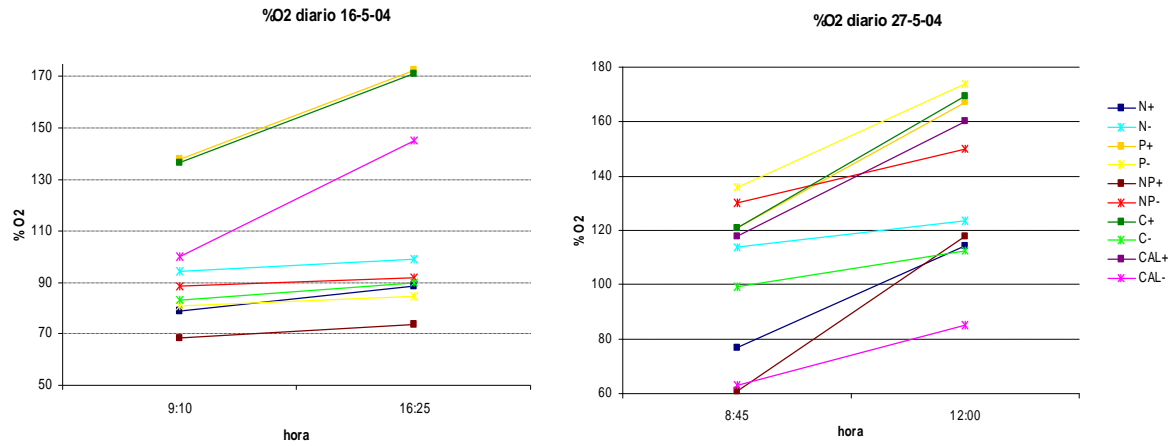


Figura 6.7. Evolución diaria de los valores medios de porcentaje de Oxígeno disuelto en los distintos mesocosmos y en la laguna en dos momentos del experimento.

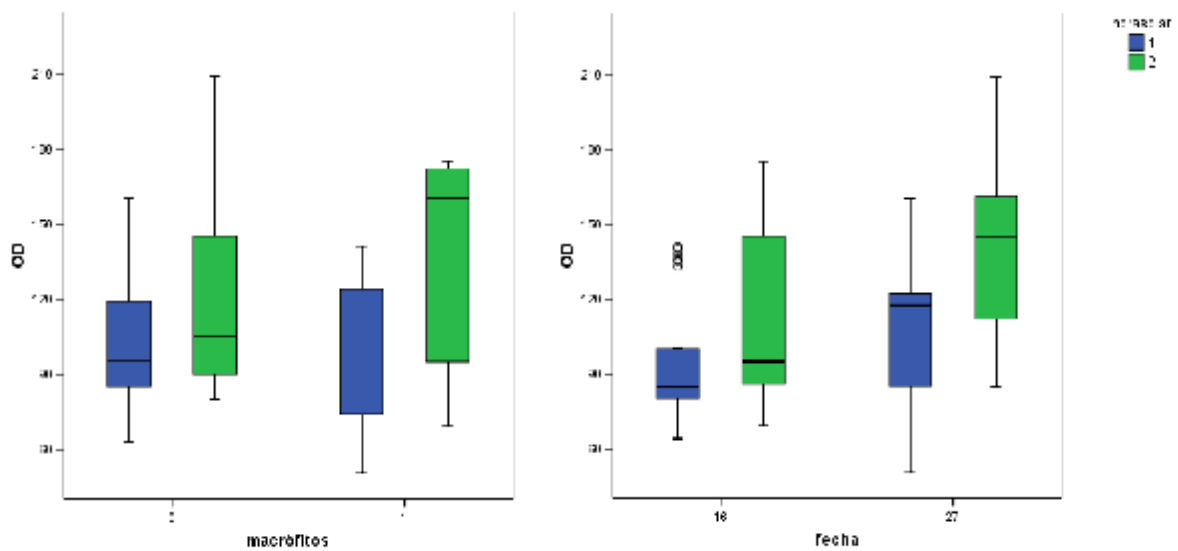


Figura 6.8. a) Diagrama de cajas y bigotes: porcentaje de Oxígeno disuelto en función de macrófitos*hora solar en los mesocosmos. Los niveles 1 y 2 para hora solar corresponden a la primera hora de la mañana y a una hora posterior al mediodía, entre las 12:00 y las 16:30. b) Diagrama de cajas y bigotes: porcentaje de Oxígeno disuelto en función de fecha*hora solar en los mesocosmos.

6.3.1.4.Fósforo

Los mesocosmos que fueron fertilizados con fósforo (P+, P-, NP+ y NP-) presentaron valores muy altos de **fósforo reactivo soluble** tras las dos primeras adiciones de nutrientes (figuras 6.9 y 6.10.a).

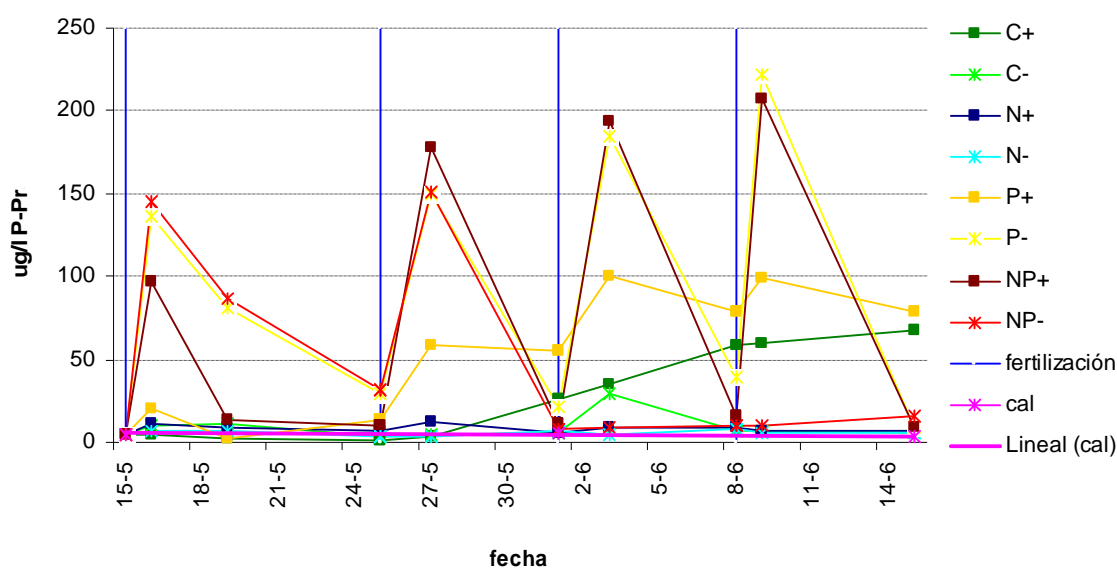


Figura 6.9. Evolución temporal de los valores medios de Fósforo reactivo soluble en los distintos mesocosmos y en la laguna.

Sin embargo, se pudieron apreciar diferencias entre estos cuatro grupos debidas a la interacción entre los factores macrófitos y tratamiento ($p < 0,05$). De este modo, la ausencia de macrófitos en los tratamientos que incluyeron fósforo se vio relacionada con valores en un primer momento más altos de concentración de P_{RS} , aunque el efecto de la presencia de macrófitos dejó de ser significativo en la segunda mitad del experimento.

Tanto el factor tratamiento como la interacción entre los dos factores (tratamiento y macrófitos) ejercieron una influencia significativa ($p < 0,05$) sobre los valores de **fósforo total** (P_T) (figura 6.10.b y 6.11). Los tratamientos que incluyeron fósforo presentaron valores mayores de esta variable. Además, las adiciones de nitrógeno y fósforo se relacionaron con valores de concentración de fósforo total más elevadas en ausencia de macrófitos. La interacción también resultó ser significativamente ($p < 0,05$) determinante en los valores de **fósforo total en el sedimento** (P_{Tsed}) observados al final del

experimento. Así, sólo en ausencia de macrófitos el tratamiento NP resultó en un incremento marcadamente mayor de los valores de P_{Tsed} .

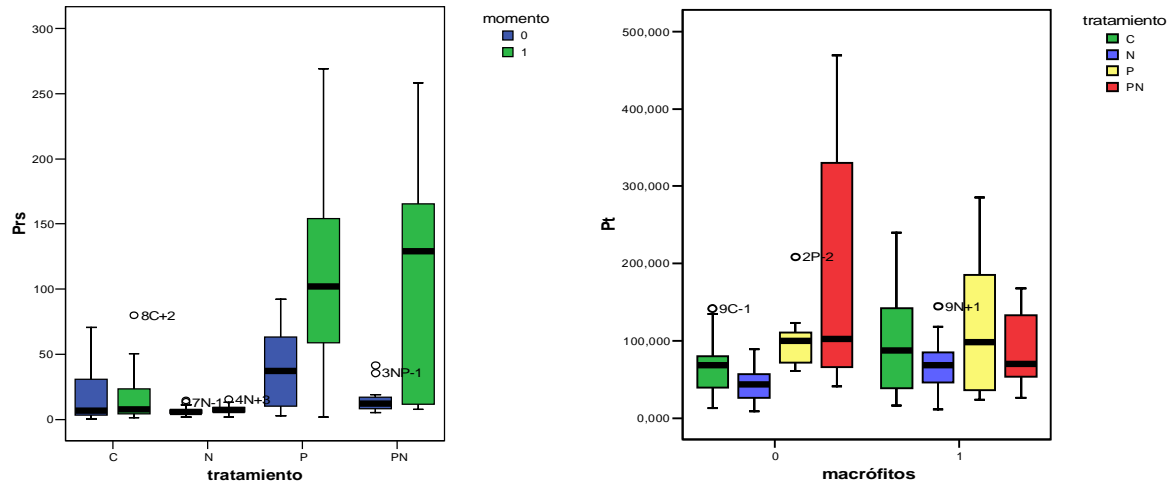


Figura 6.10. a) Diagrama de cajas y bigotes: Concentración de Fósforo reactivo soluble en los mesocosmos en función de los factores tratamiento*momento. El factor momento presenta dos niveles: 0, antes de fertilizar y 1, después de fertilizar. b) Diagrama de cajas y bigotes: Concentración de Fósforo total en los mesocosmos en función de los factores macrófitos*tratamiento.

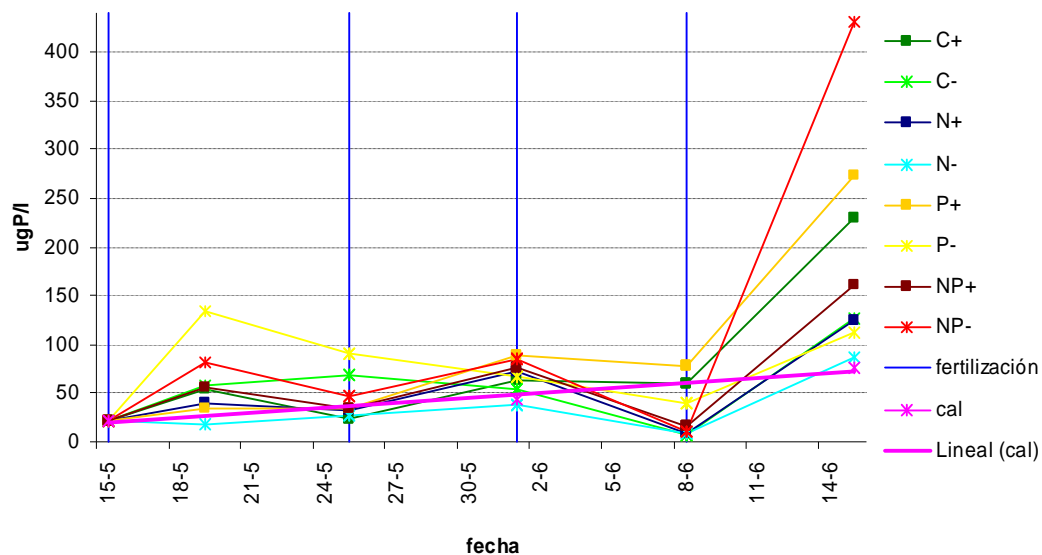


Figura 6.11. Evolución temporal de los valores medios de Fósforo total en los distintos mesocosmos y en la laguna.

Los mesocosmos con presencia de macrófitos presentaron valores de **actividad fosfatasa alcalina** (APA) significativamente mayores ($p<0,05$) que aquéllos que se encontraban sobre suelo desnudo. El factor “tratamiento”, por el contrario, no mostró significación estadística ($p>0,05$) sobre la variable estudiada.

6.3.1.5. Nitrógeno

Puesto que la distribución de los residuos no se aproximó a la distribución normal con ninguna de las transformaciones aplicadas a la variable **amonio** (NH_4^+), se empleó una prueba de análisis no paramétrica. Según los resultados de la prueba de Kruskal Wallis, las concentraciones de NH_4^+ sólo fueron significativamente mayores ($p<0,05$) en ausencia de macrófitos al principio del experimento (figuras 6.12 y 6.13), y los valores de unos tratamientos y otros se distanciaron en mayor medida en determinados momentos del experimento (justo después de las fertilizaciones). Los mesocosmos N- no consiguieron recuperarse totalmente de ninguna de las fertilizaciones, de modo que acabaron con un valor muy alto de amonio (figura 6.12).

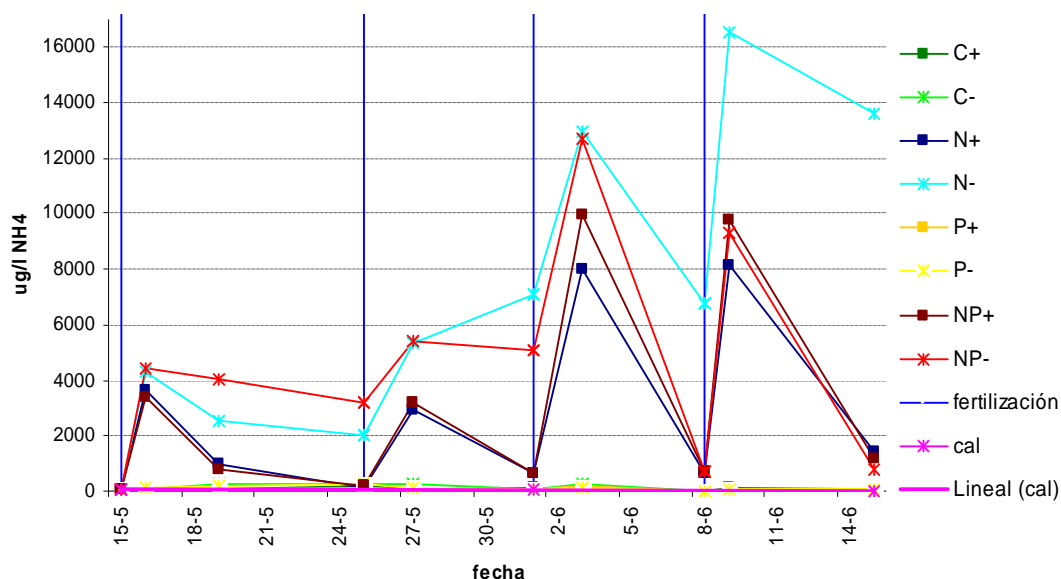


Figura 6.12. Evolución temporal de los valores medios de NH_4 en los distintos mesocosmos y en la laguna.

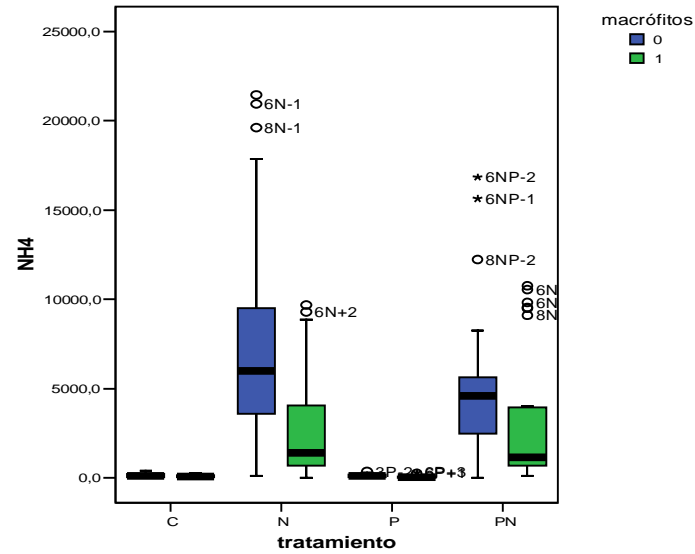


Figura 6.13. Diagrama de cajas y bigotes: Concentración de NH_4 en los mesocosmos en función de los factores tratamiento*macrófitos.

La concentración de **nitratos** (NO_3^-) en los mesocosmos en los que se añadió nitrógeno, tanto los que tenían macrófitos como los que no, aumentó de forma muy marcada a lo largo de todo el bioensayo (figura 6.14).

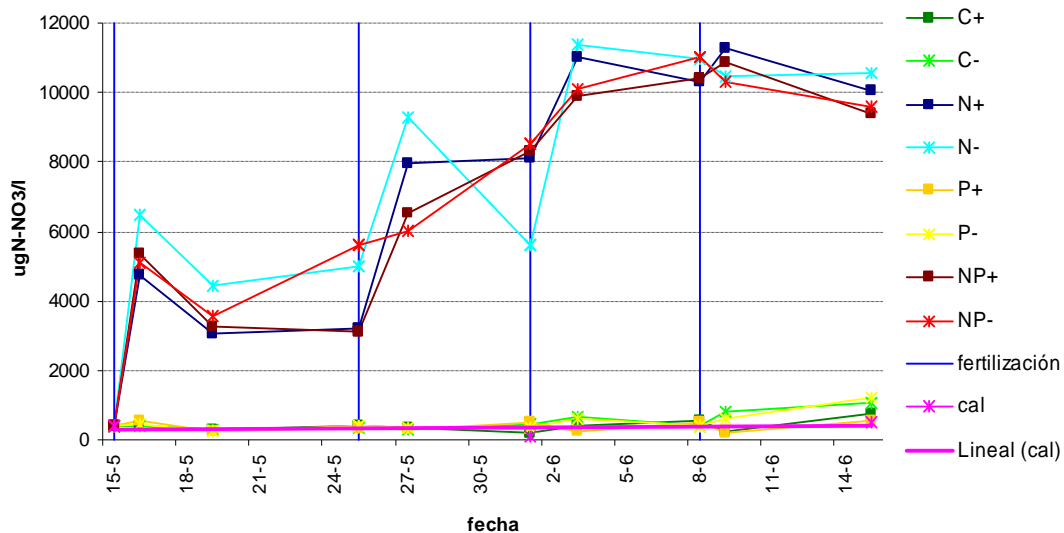


Figura 6.14. Evolución temporal de los valores medios de NO_3^- en los distintos mesocosmos y en la laguna.

En una primera fase, las subidas posteriores a las fertilizaciones fueron seguidas de recuperaciones o al menos de aumentos posteriores mucho menos acusados. A partir del día 3 de junio, las fertilizaciones parecieron influir mucho menos en las concentraciones de NO_3^- de los mesocosmos, estabilizándose los valores en torno a unos máximos de aproximadamente 10 mg/l (figura 6.14). Sólo el factor tratamiento tuvo una influencia significativa ($p < 0,05$), tanto empleando el ANOVA de medidas repetidas como la prueba de Kruskal Wallis, sobre los valores de concentración de nitratos, siendo los tratamientos N y NP los que dieron lugar a valores mayores. Al aplicar una transformación arcossénica a las variables, la presencia de macrófitos pasó a ser un factor ligeramente determinante ($p = 0,032$) según el ANOVA de medidas repetidas.

Las concentraciones de **nitrógeno total** (N_T) en el agua aumentaron significativamente ($p < 0,05$) durante todo el experimento en los mesocosmos de los tratamientos con nitrógeno, bien sólo o bien con fósforo. Los valores alcanzados por el agua de los mesocosmos sobre suelo desnudo fueron significativamente mayores ($p < 0,05$) que los que tenían macrófitos, aunque las pendientes de las gráficas que representaron la evolución temporal fueron muy similares (figura 6.15).

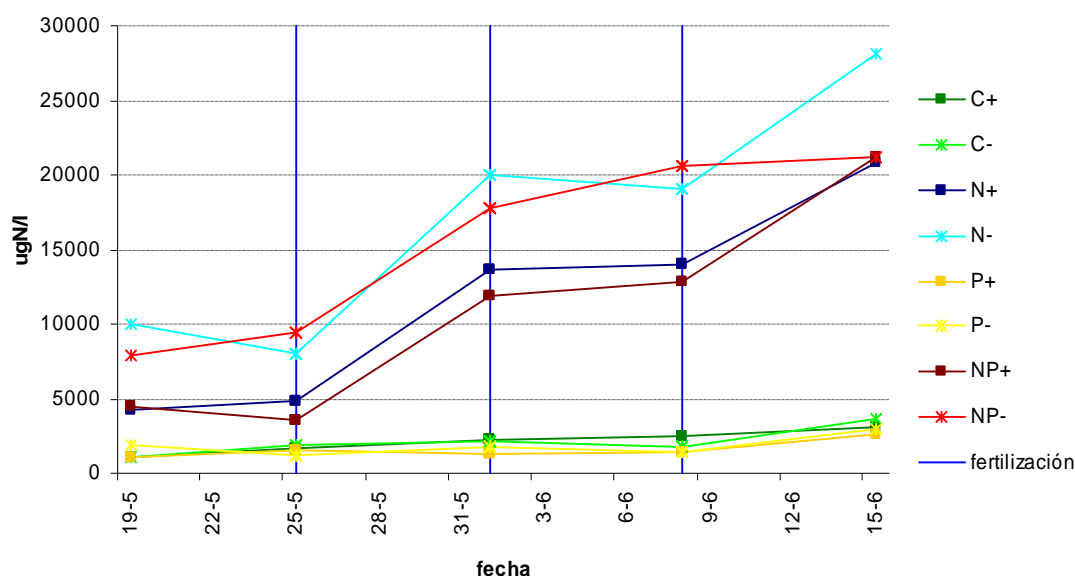


Figura 6.15. Evolución temporal de los valores medios de N_T en los distintos mesocosmos y en la laguna.

Según los resultados del ANOVA univariante, los valores de concentraciones mayores de **Nitrógeno total en el sedimento** se dieron cuando se fertilizó con nitrógeno, bien solo o bien acompañado de fósforo ($p < 0,05$). La presencia de macrófitos no pareció mostrar una influencia clara en ningún sentido ($p > 0,05$). Sin embargo, se observó que

cuando el tratamiento de fertilización no incluía fósforo, la presencia de N_T en el sedimento fue mucho mayor en ausencia de macrófitos; y al contrario, cuando el fósforo era uno de los nutrientes que se empleaba, la concentración de N_T fue mayor en el sedimento ocupado por *Ruppia*. La ausencia de macrófitos propició valores de N_T en el sedimento significativamente ($p<0,05$) mayores sólo para el tratamiento control.

6.3.2. Comunidades biológicas

6.3.2.1. Clorofila *a*

Los resultados de las concentraciones de **clorofila *a* en el agua** que se dieron en los tratamientos NP- llegaron a ser cien veces mayores que los de los demás mesocosmos, alcanzando un valor máximo de $285\mu\text{g/l}$ (figura 6.16.a). Esta diferencia fue estadísticamente significativa ($p<0,05$). Durante todo el experimento, los mesocosmos sin macrófitos presentaron, en general, valores significativamente más altos ($p<0,05$) de concentración de clorofila *a*, así como oscilaciones mucho más caóticas de dichos valores. También se apreció que los tratamientos que incluían N favorecieron concentraciones de clorofila *a* más altas (figuras 6.16 y 6.17.a).

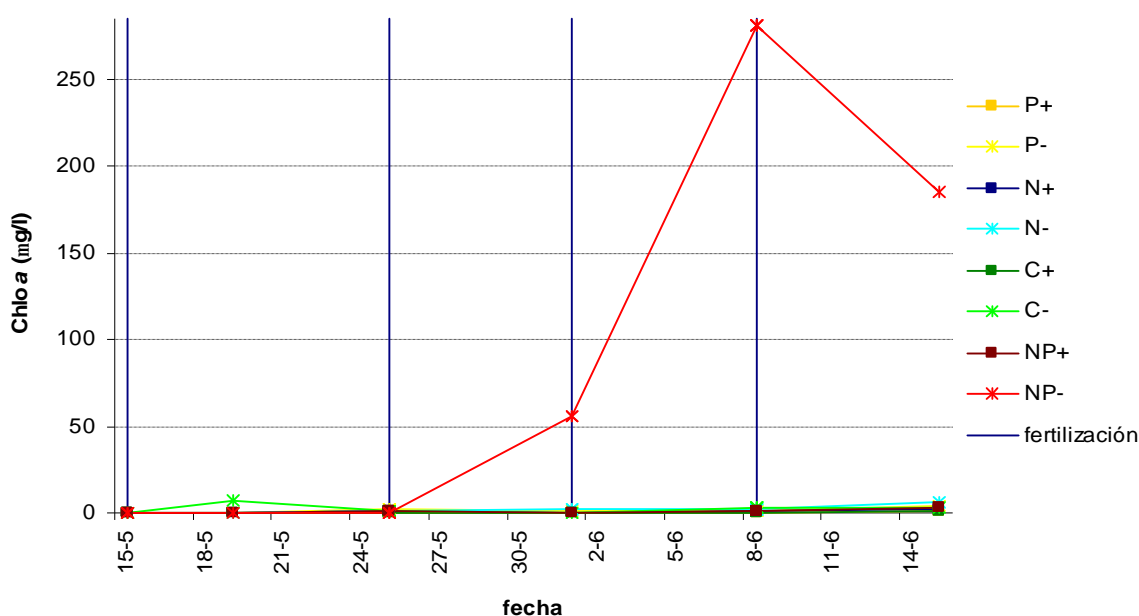


Figura 6.16.a. Evolución temporal de los valores medios de concentración de clorofila *a* en el agua los distintos mesocosmos y en la laguna.

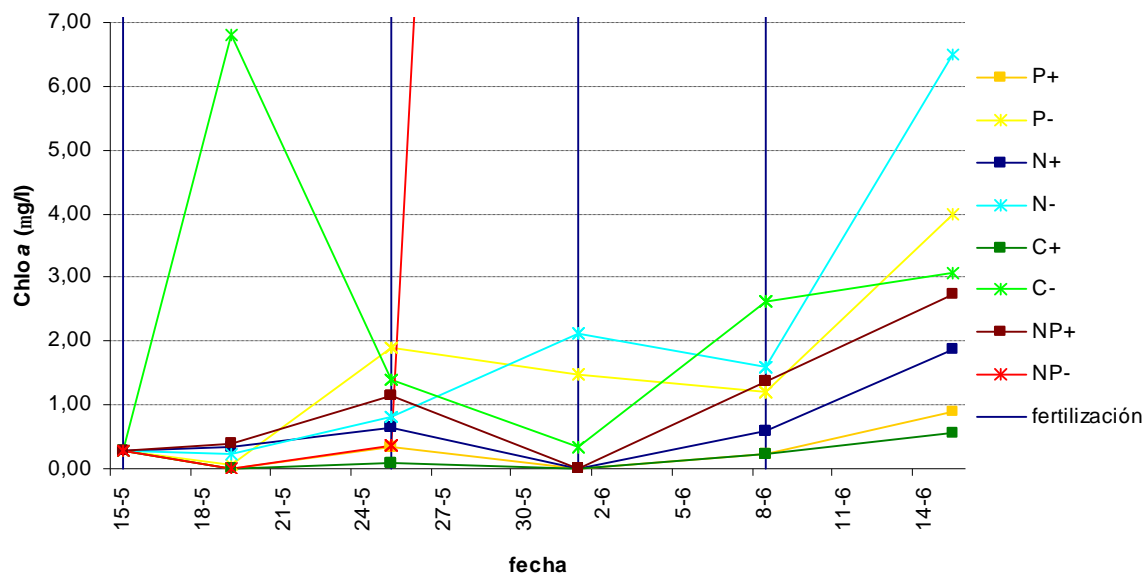


Figura 6.16.b. Evolución temporal de los valores medios de concentración de clorofila *a* en el agua los distintos mesocosmos y en la laguna. Obsérvese el cambio de escala respecto de la figura anterior.

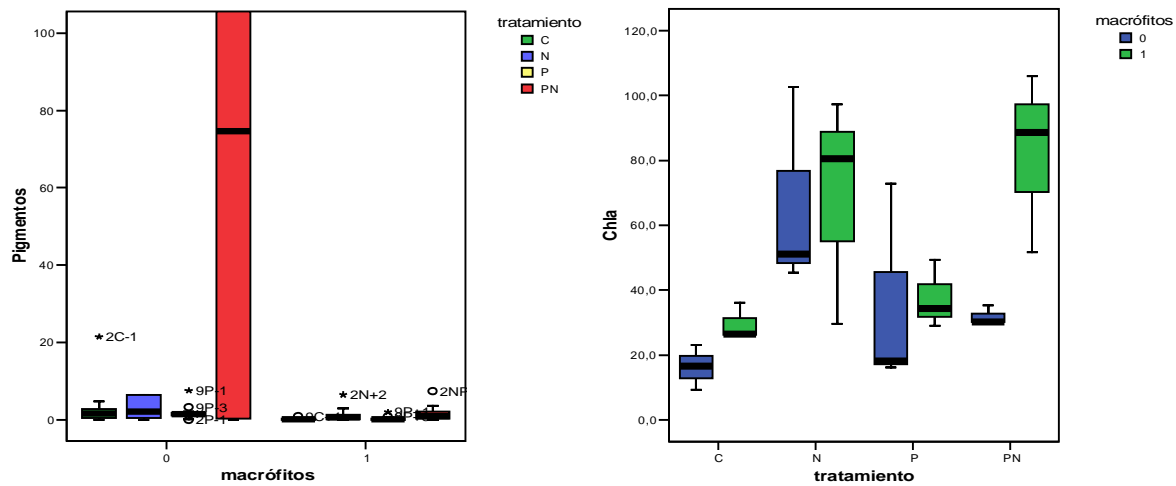


Figura 6.17. a) Diagrama de cajas y bigotes: Concentración de Clorofila *a* ($\mu\text{g/l}$) en el agua de los mesocosmos en función de los factores macrófitos*tratamiento. b) Diagrama de cajas y bigotes: Concentración de Clorofila *a* final ($\mu\text{g/l}$) en el sedimento de los mesocosmos en función de los factores tratamiento*macrófitos

La aplicación de diferentes tratamientos afectó significativamente ($p < 0,05$) al valor obtenido de **clorofila *a* en el sedimento**. Las pruebas post hoc de Tukey y Bonferroni

dieron como resultado concentraciones significativamente mayores ($p<0,05$) en los tratamientos N respecto a los C (figura 6.17.b). El resultado de la prueba del ANOVA evidenció que, para el tratamiento NP, los valores en presencia de macrófitos fueron significativamente menores ($p<0,05$) que los de los tubos sobre suelo desnudo.

6.3.2.2.Fitoplancton

En la tabla 6.7 se resumen los resultados obtenidos en la identificación y conteo del fitoplancton del interior de los mesocosmos del bioensayo. Los resultados de la identificación cuantitativa por especies se incluyen en el ANEXO 3.

Si se analizan los resultados obtenidos para las diferentes clases identificadas de fitoplancton, se observa, en primer lugar, que la clase más abundante (n° cel/ml) en promedio en el interior de los mesocosmos fue, durante los dos primeros muestreos (t1 y t2) *Bacillariophyceae*, en el tercero (t3) *Chrysophyceae*, y en los tres últimos (t4, t5 y t6) *Chlorophyceae* (ANEXO 3). En todos los casos, la clase más abundante representó más del 56% de la densidad media de células, llegando al 86% alcanzado por las clorofíceas en t5. Si se atiende a los datos de biovolumen (mm^3/l), los porcentajes de dominancia fueron aún mayores, sobre todo en las campañas en las que las diatomeas fueron el grupo mayoritario. En este sentido, *Chrysophyceae* no fue la clase mayoritaria de media en lo que a biovolumen se refiere en ninguno de los momentos, cediendo su puesto a las diatomeas en t3 (figura 6.18).

Tabla 6.7. Abundancia de las cinco clases de algas fitoplanctónicas presentes en los mesocosmos correspondientes a los diferentes tratamientos a lo largo del bioensayo, expresados como abundancia (n°cel/ml) y como biovolumen (mm³/l).

CLASES		CAMPAÑAS DE MUESTREO								CAMPAÑAS DE MUESTREO							
		t1	t2	t3	t4	t5	t6			t1	t2	t3	t4	t5	t6		
Cyanophyceae	Dens (Cel/ml)	2,706	0	0	0	0	0	C-		2,706	0	0	0	0	0	C+	
	Biovol(mm ³ /L)	0,001	0	0	0	0	0			0,001	0	0	0	0	0		
Chrysophyceae	Dens (Cel/ml)	0,510	0	0	1,531	0	3,831			0,510	0	5,358	1805,647	3,685	39,228		
	Biovol(mm ³ /L)	0,000	0	0	0,000	0	0,003			0,000	0	0,000	0,002	0,000	0,004		
Bacillariophyceae	Dens (Cel/ml)	26,849	18,972	18,147	1,914	47,457	134,081			26,849	13,523	19,901	15,309	5,103	7,016		
	Biovol(mm ³ /L)	0,030	0,034	0,024	0,006	0,008	0,026			0,030	0,024	0,019	0,011	0,004	0,003		
Chlorophyceae	Dens (Cel/ml)	2,385	16,658	15,018	23,728	76,498	140,785			2,385	1,531	3,827	24,494	1,984	3,189		
	Biovol(mm ³ /L)	0,001	0,003	0,001	0,004	0,006	0,008			0,001	0,000	0,001	0,004	0,000	0,000		
Zygnematophyceae	Dens (Cel/ml)	0	0	0	0	0	0			0	0	0	0	0	0		
	Biovol(mm ³ /L)	0	0	0	0	0	0			0	0	0	0	0	0		
TOTAL	Dens (Cel/ml)	32,451	35,630	33,165	27,173	123,955	278,696			32,451	15,053	29,086	1845,450	10,773	49,434		
	Biovol(mm ³ /L)	0,032	0,037	0,025	0,010	0,014	0,036			0,032	0,024	0,020	0,016	0,004	0,006		
Cyanophyceae	Dens (Cel/ml)	2,706	0	0	0	0	0	N-		2,706	2	30	0	42	0	N+	
	Biovol(mm ³ /L)	0,001	0	0	0	0	0			0,001	0	0	0	0	0		
Chrysophyceae	Dens (Cel/ml)	0,510	0	1	14473,391	1603	2,267			0,510	80	825,133	594,738	16269,553	13500,120		
	Biovol(mm ³ /L)	0,000	0	0	0,035	0	0,002			0,000	0	0,065	0,047	1,345	1,590		
Bacillariophyceae	Dens (Cel/ml)	26,849	28,576	9,185	479,386	286,892	285,592			26,849	106,395	18,370	6,889		166,582		
	Biovol(mm ³ /L)	0,030	0,049	0,004	0,130	0,069	0,070			0,030	0,224	0,030	0,014		0,010		
Chlorophyceae	Dens (Cel/ml)	2,385	5,613	52,049	11938,763	149,616	1407,560			2,385	22,963	17,605	5,358	9,255	20,823		
	Biovol(mm ³ /L)	0,001	0,001	0,008	0,405	0,002	0,011			0,001	0,011	0,003	0,001	0,000	0,001		
Zygnematophyceae	Dens (Cel/ml)	0	0	0	0	0	0			0	0	0	13	0	0		
	Biovol(mm ³ /L)	0	0	0	0	0	0			0	0	0	0	0	0		
TOTAL	Dens (Cel/ml)	32,451	34,189	62,382	26891,540	2039,093	1695,419			32,451	211,258	890,960	619,998	16320,453	13687,525		
	Biovol(mm ³ /L)	0,032	0,050	0,012	0,570	0,197	0,083			0,032	0,244	0,099	0,167	1,346	1,601		
Cyanophyceae	Dens (Cel/ml)	2,706	0	0	0	0	0	P-		2,706	0	0	0	0	210	P+	
	Biovol(mm ³ /L)	0,001	0	0	0	0	0			0,001	0	0	0	0	0		
Chrysophyceae	Dens (Cel/ml)	0,510	3	0	0,694	0	0,000			0,510	12	11,099	3,827	30,407	34,019		
	Biovol(mm ³ /L)	0,000	0	0	0,000	0	0,000			0,000	0	0,001	0,000	0,003	0,009		
Bacillariophyceae	Dens (Cel/ml)	26,849	14,807	19,544	0,694	30,062	73,492			26,849	82,828	67,358	72,716	9,961	8,118		
	Biovol(mm ³ /L)	0,030	0,052	0,062	0,000	0,006	0,013			0,030	0,156	0,053	0,015	0,002	0,004		
Chlorophyceae	Dens (Cel/ml)	2,385	3,702	0,000	57,610	96,629	85,741			2,385	5,553	0,000	0,000	0,000	1,160		
	Biovol(mm ³ /L)	0,001	0,001	0,000	0,009	0,001	0,001			0,001	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000		
Zygnematophyceae	Dens (Cel/ml)	0	0	0	0	0	0			0	0	0	33	0	0		
	Biovol(mm ³ /L)	0	0	0	0	0	0			0	0	0	0	0	0		
TOTAL	Dens (Cel/ml)	32,451	21,286	19,544	58,998	126,691	159,233			32,451	99,949	78,456	109,839	250,599	43,297		
	Biovol(mm ³ /L)	0,032	0,053	0,062	0,009	0,006	0,014			0,032	0,158	0,054	0,283	0,007	0,013		
Cyanophyceae	Dens (Cel/ml)	2,706	0	0	3156	0	0	NP-		2,706	0	0	0	0	0	NP+	
	Biovol(mm ³ /L)	0,001	0	0	0	0	0			0,001	0	0	0	0	0		
Chrysophyceae	Dens (Cel/ml)	0,510	1	0	1994,678	1689	3658,669			0,510	4	123,234	495,233	34,568	8204,186		
	Biovol(mm ³ /L)	0,000	0	0	0,155	1	2,533			0,000	0	0,010	0,040	0,003	0,652		
Bacillariophyceae	Dens (Cel/ml)	26,849	9,695	8,420	0,000	70,359	0,000			26,849	54,856	22,197	88,024	2,881	1915,698		
	Biovol(mm ³ /L)	0,030	0,051	0,010	0,000	0,482	0,000			0,030	0,048	0,027	0,009	0,001	0,128		
Chlorophyceae	Dens (Cel/ml)	2,385	15,309	88,790	17434,967	120102,860	105327,464			2,385	3,572	6,506	0,000	11,934	256,815		
	Biovol(mm ³ /L)	0,001	0,003	0,012	2,361	15,846	16,121			0,001	0,002	0,001	0,000	0,002	0,024		
Zygnematophyceae	Dens (Cel/ml)	0	0	0	0	0	0			0	0	0	0	0	28		
	Biovol(mm ³ /L)	0	0	0	0	0	0			0	0	0	0	0	0		
TOTAL	Dens (Cel/ml)	32,451	25,769	97,210	22585,248	121861,835	108986,133			32,451	62,765	151,938	583,257	49,383	10404,463		
	Biovol(mm ³ /L)	0,032	0,054	0,022	2,543	17,497	18,655			0,032	0,051	0,038	0,049	0,006	1,028		

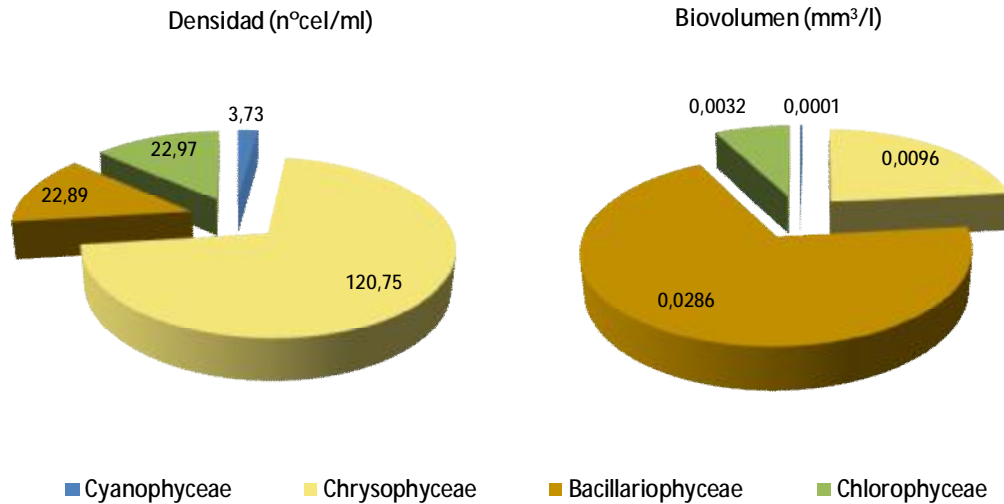


Figura 6.18. Diferencias entre la densidad media y el biovolumen medio, medidos para las diferentes clases presentes en el interior de los mesocosmos en la campaña “t3” del experimento.

Sin embargo, los resultados más interesantes fueron los que se produjeron a causa de los diferentes tratamientos aplicados. La adición de nitrógeno fue el único tratamiento que mostró un efecto significativo relacionado con el incremento de la abundancia de las tres clases mayoritarias ($p < 0,05$), así como de la abundancia total ($p < 0,01$) (figura 6.19).

Otro aspecto que cabe destacar es el incremento significativo en la densidad total de células fitoplanctónicas en el interior de los mesocosmos que se observó entre los primeros y los últimos días del bioensayo ($p < 0,05$) (figura 6.20). Las adiciones de nitrógeno, y éstas unidas a las de fósforo y a la ausencia de macrófitos, fueron factores significativos ($p < 0,05$) para explicar tanto el incremento de densidad como el de biovolumen total. Además, si la densidad se vio incrementada significativamente ($p < 0,05$) en el bioensayo simplemente por el efecto del paso del tiempo, independientemente de los tratamientos aplicados, el factor tiempo sólo afectó significativamente al biovolumen total unido a las adiciones de nitrógeno (figura 6.21), y principalmente en ausencia de macrófitos.

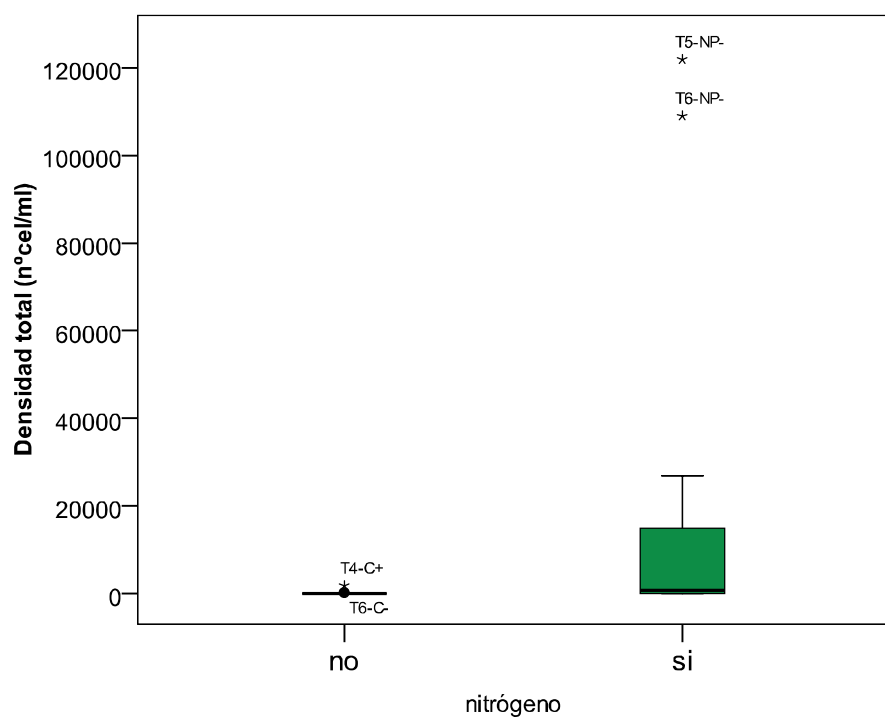


Figura 6.19. Valores de densidad fitoplanctónica total registrados en los mesocosmos en función de la adición (“si”) o no (“no”) de nitrógeno a los mismos.

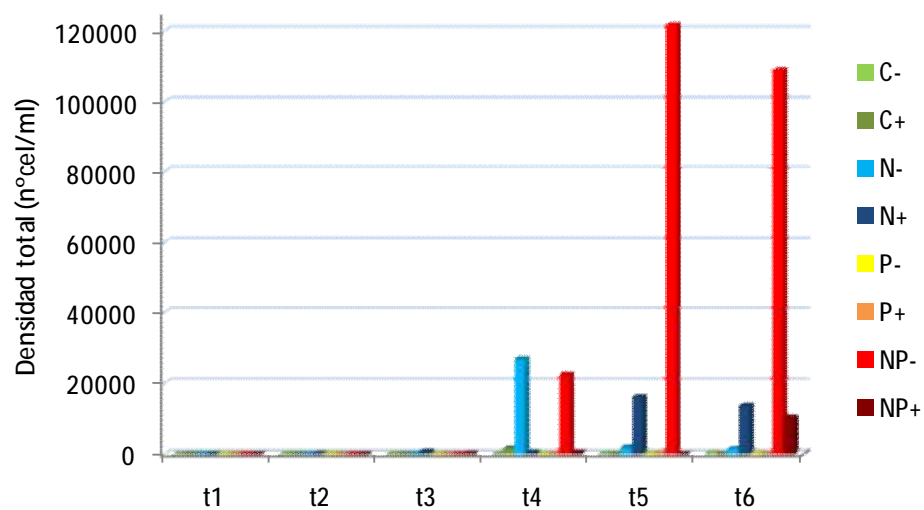


Figura 6.20. Densidad total de células fitoplanctónicas contabilizada en los diferentes tratamientos a lo largo del bioensayo.

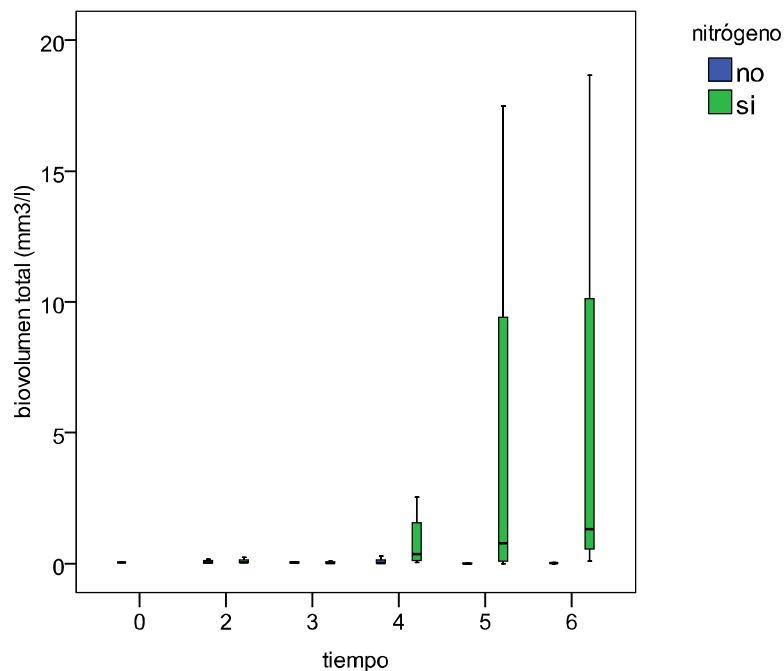


Figura 6.21. Valores de biovolumen fitoplanctónico total registrados en los mesocosmos a lo largo del tiempo en función de la adición (“si”) o no (“no”) de nitrógeno a los mismos.

Este efecto diferenciado sobre la densidad y el biovolumen de las adiciones de nitrógeno en interacción con el tiempo se produjo en dos de las tres clases mayoritarias en los mesocosmos, *Bacillariophyceae* y *Chrysophyceae*. Ambos grupos presentaron valores significativamente ($p < 0,05$) mayores de biovolumen al final del experimento en los tratamientos que incluyeron nitrógeno. Sin embargo, no en todos los casos en los que se añadió nitrógeno la densidad de células fue mayor al final del bioensayo.

La densidad de las especies de la clase *Chlorophyceae* se vio influida significativamente por 7 de los factores o combinaciones de factores, siendo el más importante el factor macrófitos y todas sus interacciones. Por ejemplo, la densidad de las especies de este grupo aumentó a medida que transcurrió el bioensayo sólo en ausencia de macrófitos (figura 6.22). Sin embargo, el biovolumen de las algas de esta clase se vio significativamente afectado ($p < 0,05$) de forma positiva sólo por las adiciones de nitrógeno y por éstas unidas a la ausencia de macrófitos. El resultado fue que en ausencia de macrófitos siempre hubo una mayor densidad de *Chlorophyceae*, pero el biovolumen de este grupo sólo se vio significativamente incrementado en los mesocosmos sin macrófitos a los que se añadió nitrógeno (figura 6.23).

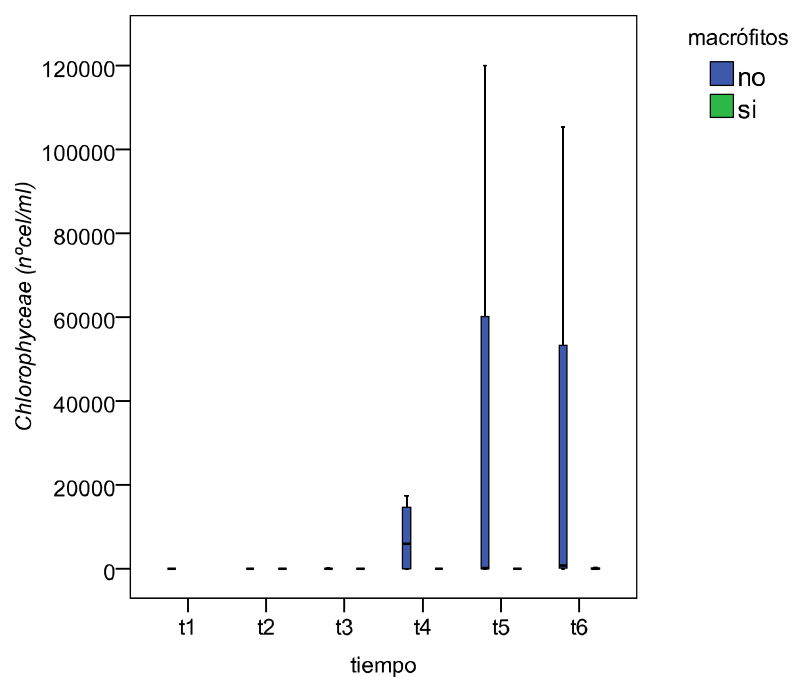


Figura 6.22. Densidad media de *Chlorophyceae* en el interior de los mesocosmos a lo largo del bioensayo en función del factor macrófitos.

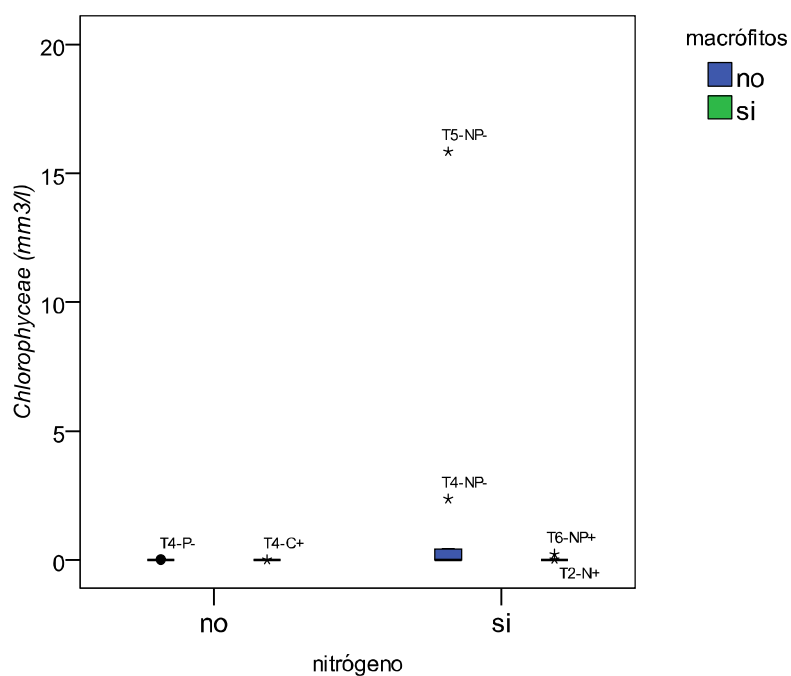


Figura 6.23. Biovolumen (mm^3/l) de *Chlorophyceae* en los tratamientos que incluyeron ("si") o no incluyeron ("no") nitrógeno y en ausencia ("no") y presencia ("si") de macrófitos.

Mientras que en el caso de *Chlorophyceae*, al igual que sucedió para la abundancia total, las mayores abundancias se observaron en presencia de nitrógeno y ausencia de macrófitos, la densidad de la clase *Chrysophyceae* en general se vio favorecida en mayor medida por las adiciones de nitrógeno en mesocosmos sobre suelo cubierto de *Ruppia* (figura 6.24.A). Sin embargo, el comportamiento observado para el biovolumen reflejó valores mayores para los tratamientos N+ y NP-. Es decir, se dio una influencia positiva de la presencia de macrófitos sobre el biovolumen de *Chrysophyceae* en los mesocosmos a los que únicamente se añadió nitrógeno y una influencia negativa de la presencia de los mismos en aquéllos que fueron fertilizados con ambos nutrientes (figura 6.24.B).

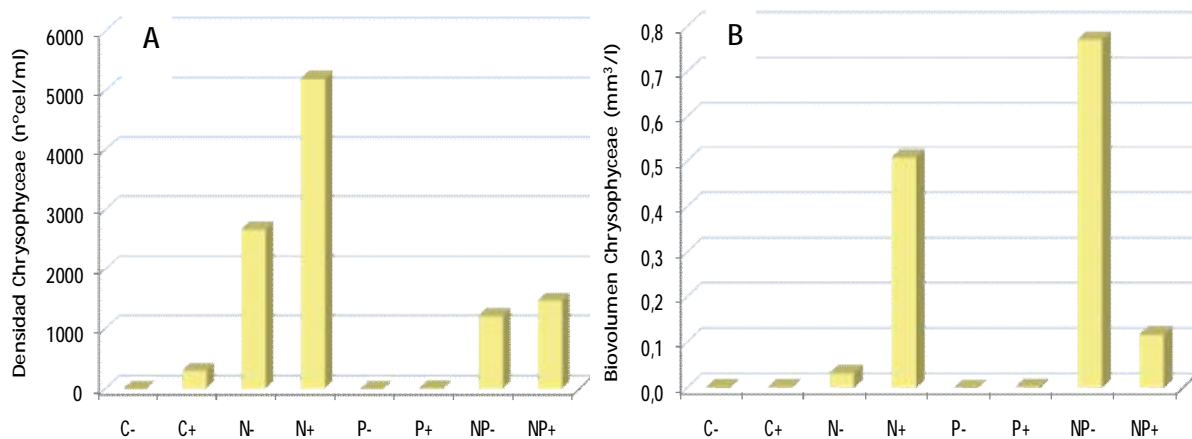


Figura 6.24. Densidades (A) y biovolúmenes (B) medios de las algas fitoplanctónicas de la clase *Chrysophyceae* en función de los diferentes tratamientos y de la presencia o ausencia de macrófitos.

La ausencia de macrófitos unida a las adiciones de fósforo únicamente favoreció el incremento de la densidad de *Chlorophyceae* ($p < 0,01$), pero no al de su biovolumen (figura 6.25). Por lo demás, las adiciones de fósforo no tuvieron efecto significativo sobre ninguno de los grupos, salvo cuando iban unidas a la adición de nitrógeno. La clase *Cyanobacteria* mostró un desarrollo significativamente mayor ($p < 0,05$) en cuanto a su densidad según el análisis de la varianza en los tratamientos que supusieron adición de fósforo. Sin embargo, este resultado únicamente se debió a dos datos puntuales elevados de abundancia (en t4P+ y en t5NP-).

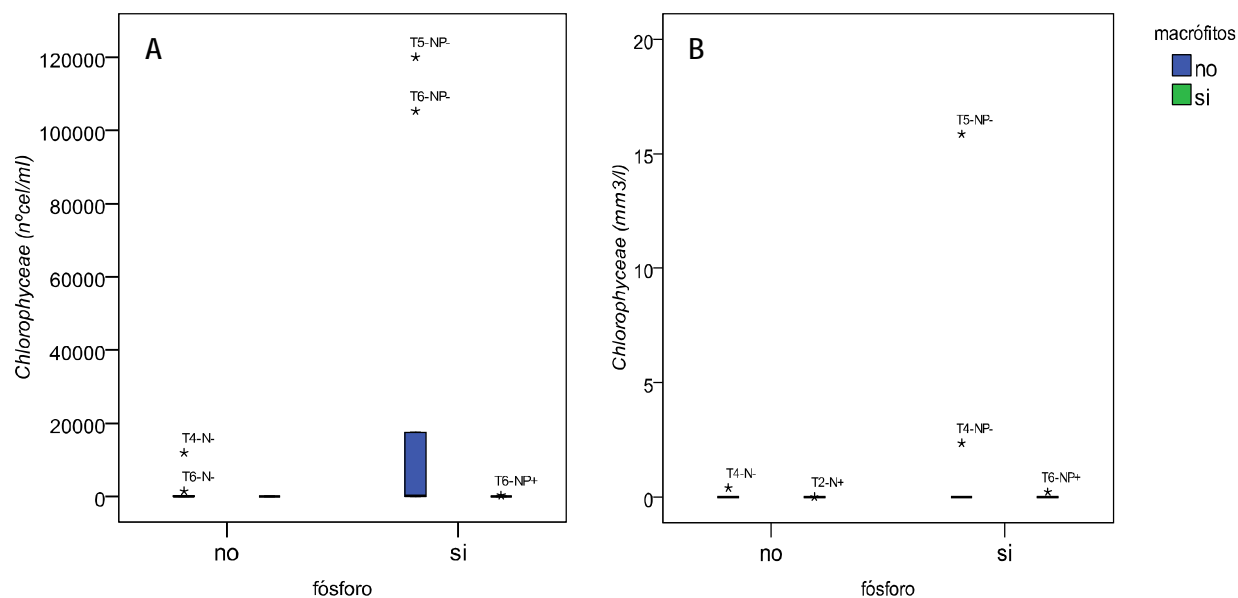


Figura 6.25. Influencia de la interacción entre los factores fósforo y macrófitos sobre la densidad (A) y el biovolumen (B) de *Chlorophyceae* en los mesocosmos.

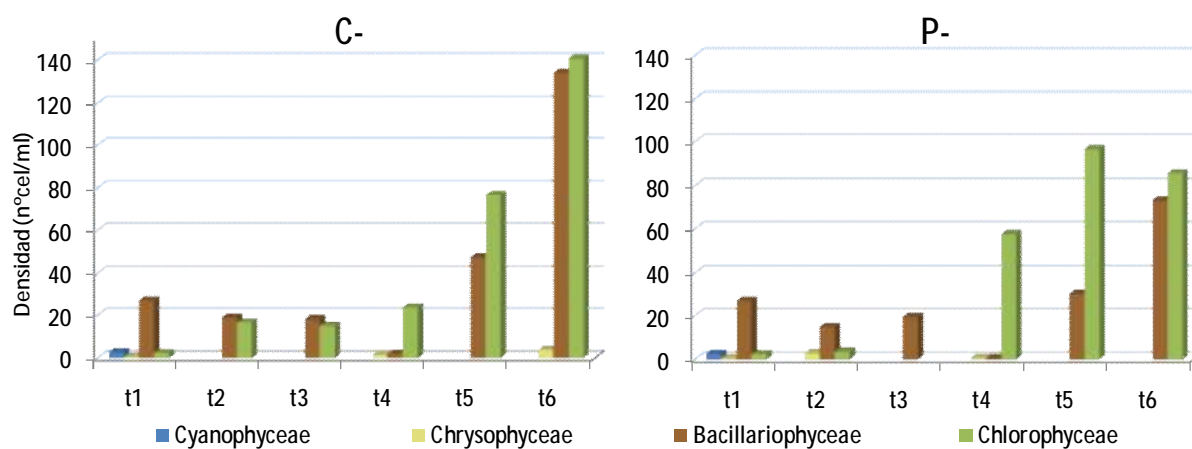


Figura 6.26. Dinámica de la densidad de células fitoplanctónicas de las diferentes clases identificadas en el interior de los mesocosmos de los tratamientos C- y P-.

Respecto al comportamiento general de la comunidad en función de los diferentes tratamientos, hubo grupos de mesocosmos que siguieron dinámicas parecidas. Tanto en los mesocosmos C- como en los P-, los dos grupos cuyas densidades sumadas representaron más del 85% durante todo el bioensayo fueron *Bacillariophyceae* y *Chlorophyceae*. El primero de ambos dominó durante la primera mitad del bioensayo en los tratamientos mencionados, tanto desde el punto de vista de densidad de células

como desde el punto de vista del biovolumen. Sin embargo, las especies de la clase *Chlorophyceae* incrementaron su abundancia a medida que transcurrió el bioensayo, de modo que, a partir de la campaña t4, llegaron a superar a las de la clase *Bacillariophyceae*, aunque únicamente en lo que a densidad se refiere (figura 6.26).

Entre los tratamientos N+ y NP+ se dieron también semejanzas que consistieron en valores muy altos tanto de densidad como de biovolumen de la clase *Chrysophyceae* al final del bioensayo.

Analizando a nivel específico la composición de la comunidad (datos reflejados en el ANEXO 3), se identificaron en total 46 especies, pertenecientes a 33 géneros de 5 clases diferentes. La clase que mostró una mayor diversidad específica fue *Bacillariophyceae*, con un total de 21 especies de 11 géneros diferentes. Aparecieron en total más géneros de *Chlorophyceae* (13), aunque únicamente se dio una especie de cada uno de ellos. El listado se completó con 6 especies de *Chrysophyceae* y 5 de *Cyanobacteria*, en ambos casos pertenecientes a 4 géneros distintos, y una única especie de la clase *Zygnematophyceae*. Respecto a la distribución por muestras, se observa que sólo 7 de las 46 especies identificadas estaban presentes en más de la tercera parte de las muestras procesadas (tabla 6.8). Son las que se denominan especies frecuentes. Además, hay otro conjunto de 5 especies que, aunque aparecieron en una proporción menor de muestras, en aquéllas en las que lo hicieron presentaron abundancias medias muy elevadas (especies poco frecuentes y abundantes). Por último, dos de las especies más frecuentes presentaron además abundancias muy elevadas. Todas estas especies abundantes y/o frecuentes se observaron en alguna ocasión en la comunidad fitoplanctónica de la laguna (capítulo 4, ANEXO 2).

Tabla 6.8. Especies más frecuentes y/o abundantes de fitoplancton del interior de los mesocosmos.

CLASE	spp frecuentes	spp poco frecuentes y abundantes	spp frecuentes y abundantes
<i>Bacillariophyceae</i>	<i>Cocconeis placentula</i> <i>Navicula veneta</i> <i>Pleurosigma cf. salinarum</i>		
<i>Chlorophyceae</i>	<i>Binuclearia tectorum</i> <i>Dunaliella sp.</i>	<i>Chlamydomonas sp.</i> <i>Gloeomonas sp.</i> <i>Kirchneriella contorta</i>	<i>Dunaliella sp.</i>
<i>Chrysophyceae</i>	<i>Chromulina cf. ettliei</i> <i>Mallomonas sp.</i>	<i>Chromulina sp.</i>	<i>Chromulina cf. ettliei</i>
<i>Cyanophyceae</i>		<i>Anabaena cf. variabilis</i>	

Las dos especies más frecuentes de la clase *Bacillariophyceae* mostraron una ligera tendencia a aparecer en menos ocasiones en los mesocosmos así como a reducir sus abundancias a medida que transcurrió el bioensayo. De ellas, *Cocconeis placentula* mostró preferencia por los mesocosmos con macrófitos, mientras que *Pleurosigma cf. salinarum* no manifestó ninguna tendencia evidente. La tercera especie de diatomeas en cuanto a frecuencia, *Navicula veneta*, fue más abundante en los mesocosmos tratados sólo con nitrógeno y sobre suelo desnudo en la segunda mitad del experimento, en los que se midieron densidades por encima de 150cel/ml de esta especie. Cabe destacar también la especie *Navicula sp.*, que, aunque no fue ni muy abundante ni muy frecuente, presentó un pico de abundancia (1902cel/ml) en los mesocosmos NP+ en la última campaña del bioensayo.

Chlamydomonas sp. fue, de todas las especies identificadas, la que mostró las tres abundancias más elevadas observadas en los mesocosmos, que tuvieron lugar en los tratamientos NP- de las tres últimas campañas del bioensayo. *Gloeomonas sp.* únicamente se identificó en los mesocosmos NP- de los dos últimos muestreos, con abundancias también elevadas en ambos casos. *Kirchneriella contorta* apareció a partir de t5 en todos los mesocosmos situados sobre suelo desnudo, mostrando las abundancias más elevadas en los tratamientos N- y NP-.

Binuclearia tectorum estuvo presente desde el principio en los mesocosmos del bioensayo, no mostrando ninguna preferencia clara por ninguno de los tratamientos aplicados. *Dunaliella sp.* se identificó en el agua de los mesocosmos a partir de la tercera campaña del bioensayo (t3), aunque en ésta se contabilizaron abundancias muy bajas. Fue a partir de la cuarta campaña (t4) cuando su densidad, sobre todo en los tratamientos N- y NP-, fue mucho mayor.

Las algas de la clase *Chrysophyceae* fueron más abundantes y frecuentes en la segunda mitad del bioensayo. *Chromulina cf. ettliei* mostró una clara preferencia por los mesocosmos fertilizados con nitrógeno. En general, esta especie fue más frecuente y abundante en los mesocosmos que contenían macrófitos, aunque a partir de la segunda mitad del bioensayo se detectaron también valores elevados de abundancia en algunos mesocosmos sobre suelo desnudo, siempre tratados con nitrógeno. *Chromulina sp.* sólo apareció en dos ocasiones, formando poblaciones muy abundantes, sobre todo en los mesocosmos N- de la campaña t4. *Mallomonas sp.* se encontró principalmente en mesocosmos fertilizados con nitrógeno en presencia de macrófitos, o en los tratados con ambos nutrientes sobre suelo desnudo, mostrando valores de densidad muy elevados, sobre todo en el segundo caso.

La única especie de la clase *Cyanobacteria* que desarrolló valores de abundancia dignos de mención fue *Anabaena cf. variabilis*, pero sólo se identificó en 4 muestras y no mostró ninguna tendencia en función de los factores estudiados.

En la tabla 6.9 se presentan los biovolúmenes calculados para las especies más frecuentes y/o abundantes identificadas en el interior de los mesocosmos. Los biovolúmenes del resto de las especies encontradas en los mesocosmos, así como de las identificadas en el fitoplancton de la laguna, se muestran en el ANEXO 3.

Tabla 6.9. Biovolúmenes de las especies más frecuentes y/o abundantes de los mesocosmos.

	Biovolumen (μm^3)
<i>Bacillariophyceae</i>	<i>Cocconeis placentula</i>
	<i>Navicula sp.</i>
	<i>Navicula veneta</i>
	<i>Pleurosigma cf. salinarum</i>
<i>Chlorophyceae</i>	<i>Binuclearia tectorum</i>
	<i>Chlamydomonas sp.</i>
	<i>Dunaliella sp.</i>
	<i>Gloeomonas sp.</i>
	<i>Kirchneriella contorta</i>
<i>Chrysophyceae</i>	<i>Chromulina cf. ettliei</i>
	<i>Chromulina sp.</i>
	<i>Mallomonas sp.</i>
<i>Cyanophyceae</i>	<i>Anabaena cf. variabilis</i>

6.3.2.3. Macrófitos

La biomasa de macrófitos aproximadamente se mantuvo de manera natural en la laguna en la época que se realizó el experimento, por lo que las diferentes variaciones observadas en el interior de los mesocosmos pueden relacionarse, si las hay, con el efecto de cada uno de los tratamientos (figura 6.27).

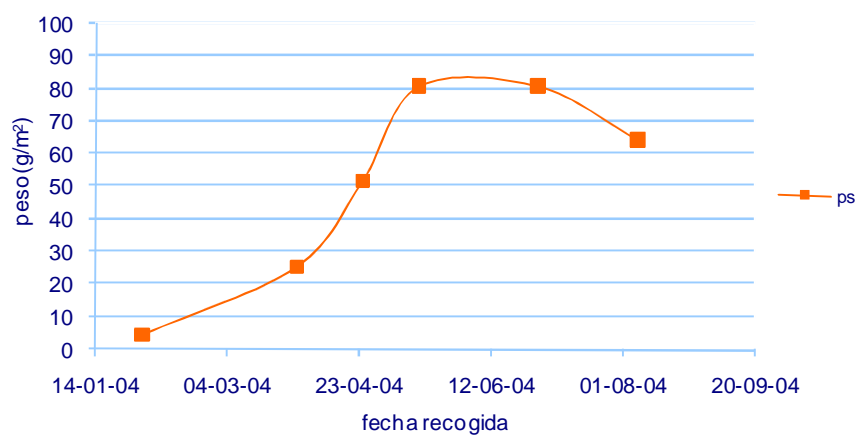


Figura 6.27. Peso seco de los macrófitos de la laguna de Carralagroño durante todo el ciclo hidrológico 2003-2004.

El ANOVA univariante reveló que la variable tratamiento estaba asociada a una diferencia estadísticamente significativa ($p < 0,05$) entre la biomasa de macrófitos de los mesocosmos a los que se les aplicó el tratamiento P o C, que son los que presentaron valores mayores, y los enriquecidos con N (figura 6.28).

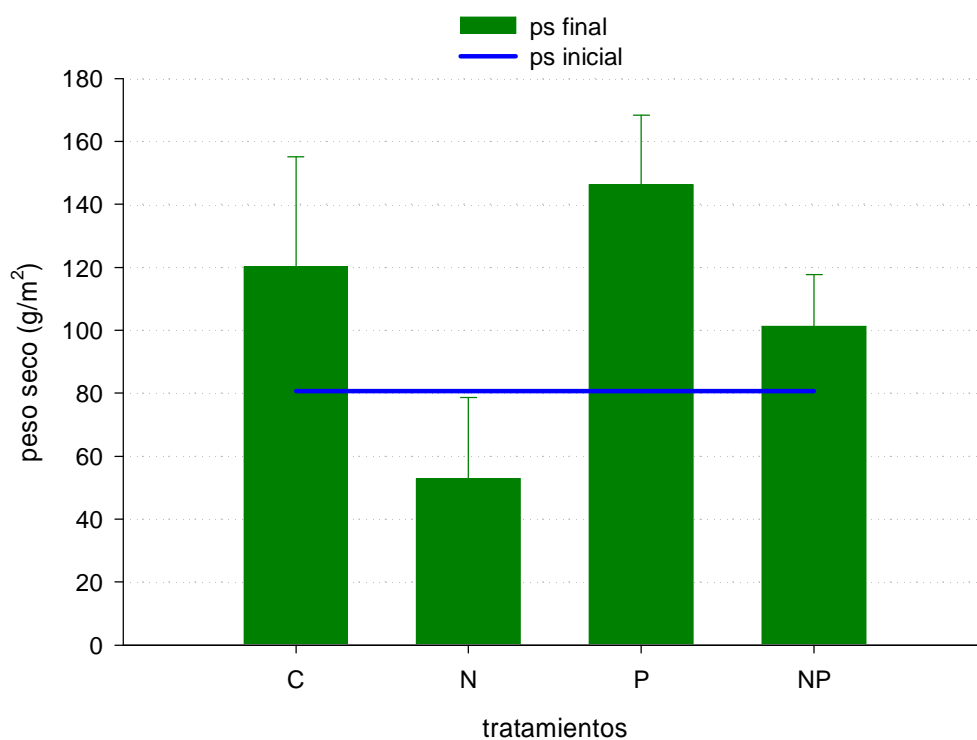


Figura 6.28. Promedio del peso seco/m² de macrófitos inicial y final en los diferentes tratamientos del experimento.

6.3.2.4. Producción primaria

Los resultados obtenidos en las incubaciones de producción primaria realizadas con los organismos del interior de los mesocosmos pusieron de manifiesto que, al igual que sucedió para las incubaciones realizadas con los organismos de la laguna en la mayor parte de los momentos del ciclo (capítulo 5), el fitoplancton fue el productor más importante por unidad de superficie también en una situación de aportes extraordinarios de nutrientes (figura 6.29).

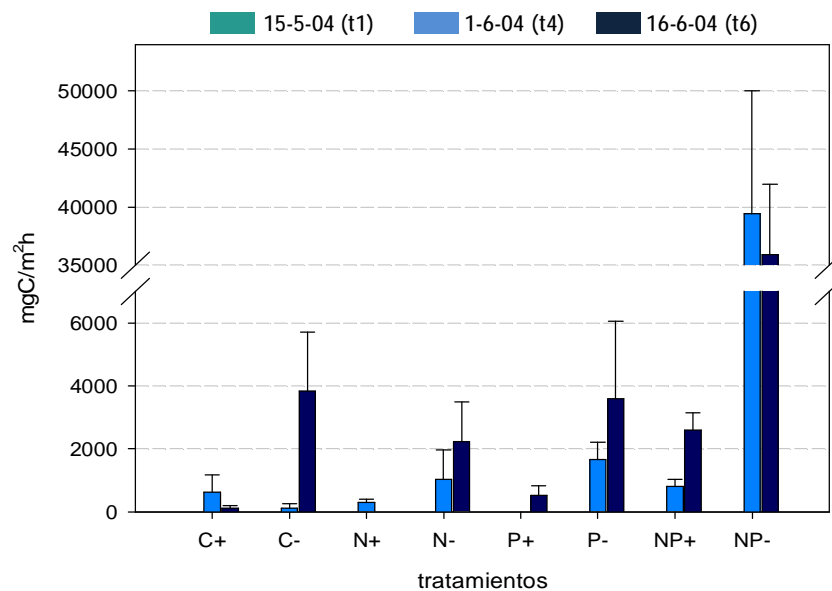


Figura 6.29. Tasas de asimilación de carbono medidas para el fitoplancton de los diferentes tratamientos de los mesocosmos del bioensayo.

Además, el tratamiento en el que se midieron tasas significativamente más elevadas de producción primaria del fitoplancton fue el que se llevó a cabo en ausencia de macrófitos e incluyó adiciones de nitrógeno y de fósforo. Para poder realizar el análisis de la varianza, hubo que transformar la variable mediante una transformación logarítmica, puesto que se alejaba significativamente de una distribución normal según el test de Kolmogorov-Smirnov ($p < 0,01$). Según los resultados del ANOVA, la influencia de ambos factores (nutrientes y macrófitos) sobre la tasa de captación de carbono por parte del fitoplancton resultó estadísticamente significativa, así como la de la interacción entre ambos ($p < 0,01$). Los valores máximos alcanzados fueron bastante más altos que los medidos en las incubaciones realizadas con el fitoplancton de la laguna en el capítulo 5. Respecto al resto de los tratamientos, el valor de asimilación de

carbono inorgánico por parte del fitoplancton fue siempre mayor en ausencia de macrófitos. La variación de la producción primaria en función de la fecha no resultó significativa ($p>0,05$), a pesar de que se observó un incremento de producción de t4 a t6 en todos los casos excepto en los mesocosmos C+ y N+.

El fitobentos de los mesocosmos sí experimentó un incremento estadísticamente significativo ($p<0,05$) en las tasas de asimilación entre el comienzo y el final del bioensayo, aunque los valores absolutos fueron, en este caso, mucho menores (figura 6.30). La variable que medía la tasa de captación de carbono del fitobentos también tuvo que ser transformada mediante la transformación de tipo logaritmo para la realización del análisis paramétrico. Respecto a los diferentes tratamientos, las algas del fitobentos mostraron tasas de producción por debajo de la capacidad de detección del método en presencia de fósforo y macrófitos. Las adiciones de nitrógeno únicamente tuvieron efecto sobre la producción respecto a los controles en ausencia de macrófitos, aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas ($p>0,05$). De nuevo, el tratamiento que mostró las tasas más elevadas fue el que incluyó los dos nutrientes sobre suelo desnudo. Los valores se aproximaron bastante a los medidos en las incubaciones realizadas con el fitobentos de la laguna en el capítulo 5.

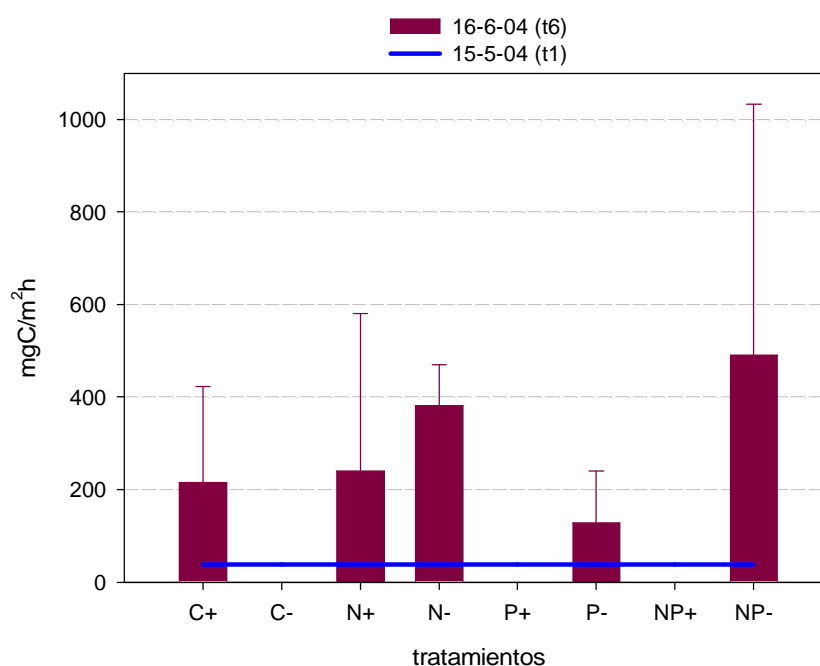


Figura 6.30. Tasas de producción primaria medidas para el fitobentos de los diferentes tratamientos del bioensayo. La línea azul representa la asimilación media en el momento inicial, y las barras representan la asimilación en el momento final para cada uno de los mesocosmos.

La producción primaria llevada a cabo por los macrófitos (*Ruppia drepanensis*) en el interior de los mesocosmos se vio incrementada entre el principio y el final del bioensayo de forma significativa ($p < 0,05$) (figura 6.31), pero las diferencias entre tratamientos que se hicieron patentes respecto a la biomasa (capítulo 4), en este caso no resultaron significativas.

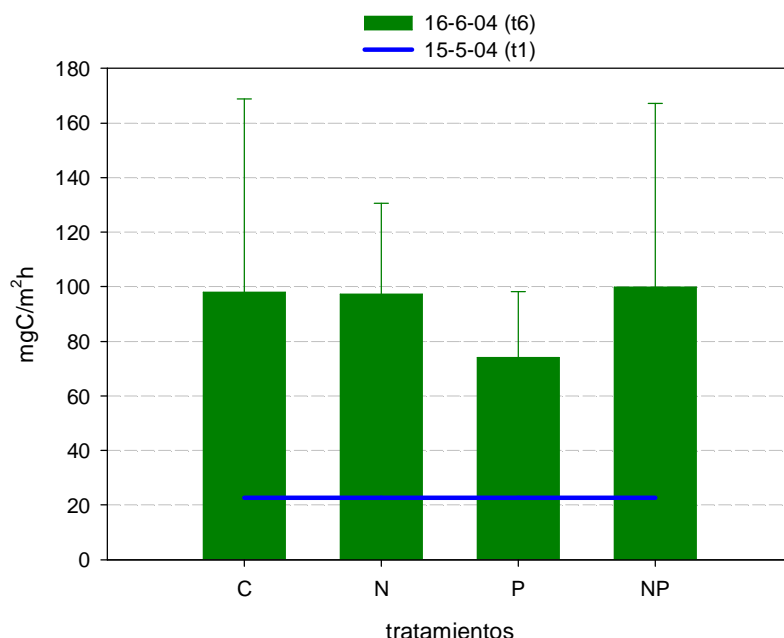


Figura 6.31. Tasas de producción primaria medidas para *Ruppia drepanensis* en los diferentes tratamientos de los mesocosmos del bioensayo. La línea azul representa la asimilación media en el momento inicial, y las barras representan la asimilación en el momento final para cada uno de los tratamientos.

Las tasas de producción se asemejaron a las medidas en el capítulo 5 respecto a los macrófitos de la laguna en el ciclo 2003/04.

6.3.2.5. Bacterioplancton

La única tendencia destacable del comportamiento del bacterioplancton en los mesocosmos a lo largo del bioensayo consistió en una abundancia significativamente mayor ($p = 0,026$) de bacterias en presencia de macrófitos, que se mantuvo independientemente de los tratamientos aplicados (figura 6.41). Sin embargo, la biomasa final de dichos macrófitos, que fue mayor para el tratamiento con fósforo respecto al tratamiento con nitrógeno (figura 6.28), no pareció afectar a la biomasa bacteriana, según los resultados del test de correlación de Pearson.

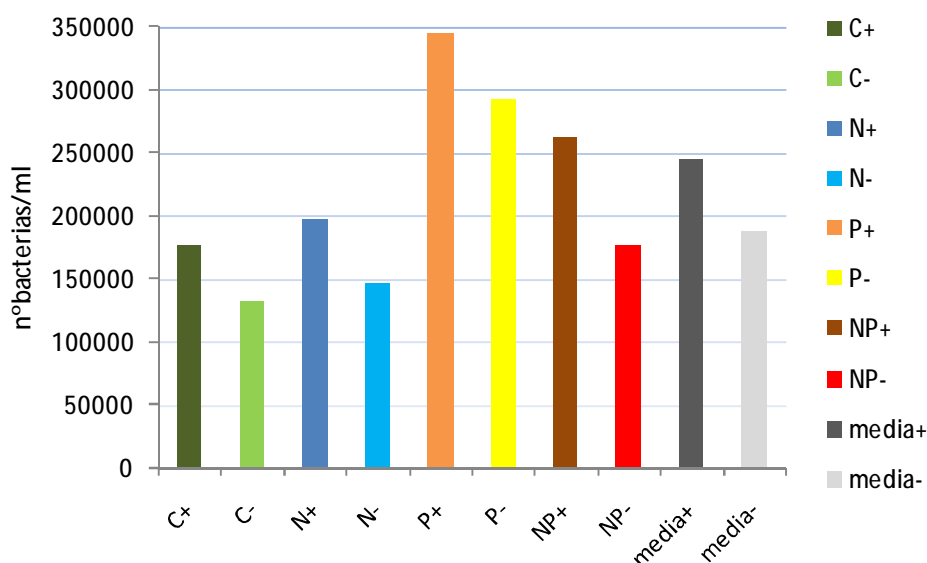


Figura 6.32. Abundancia media de bacterioplancton en los mesocosmos con los diferentes tratamientos del bioensayo. Las barras en gris representan las abundancias medias obtenidas para los mesocosmos con (+) y sin (-) macrófitos.

Aunque las adiciones de fósforo parecieron asociarse con una mayor densidad bacteriana respecto a los controles (figura 6.32), las diferencias de abundancia de bacterioplancton entre tratamientos no llegaron a ser significativas ($p=0,182$). Respecto al tiempo, éste sí mostró una correlación directa y significativa ($r_{\text{Pearson}}=0,558$, $p<0,001$; $N=68$) con la abundancia de bacterioplancton, que aumentó a medida que avanzó el bioensayo, aunque la tendencia no fue lineal. Para la realización de todos los análisis estadísticos hubo que transformar la variable “abundancia de bacterias” mediante transformación logarítmica, puesto que el test de Kolmogorov-Smirnov evidenció un alejamiento significativo de los valores de la distribución normal.

Respecto al biovolumen de fitoplancton medido en los diferentes mesocosmos a lo largo del bioensayo, únicamente los valores observados para la clase *Chrysophyceae* se correlacionaron positiva y significativamente con la abundancia de bacterias ($r_{\text{Pearson}}=0,540$; $p=0,001$; $N=32$). La correlación con el biovolumen total de fitoplancton no fue significativa. Tampoco la clorofila *a* del sedimento medida al final del bioensayo en el interior de los mesocosmos se correlacionó significativamente con la abundancia de bacterias, a pesar de que ambas variables fueron mayores en los tratamientos con macrófitos.

Se observa una correlación estadísticamente significativa de la abundancia de bacterias con la abundancia total de zoobentos ($r_{\text{Pearson}}=0,728$; $p=0,041$; $N=8$) en el interior de los mesocosmos al final del experimento (figura 6.33), pero no específicamente con ninguno de los taxones identificados. Respecto a los resultados de zooplancton, ni la abundancia por taxones ni la abundancia total dan como resultado una correlación significativa con la densidad bacteriana al final del bioensayo.

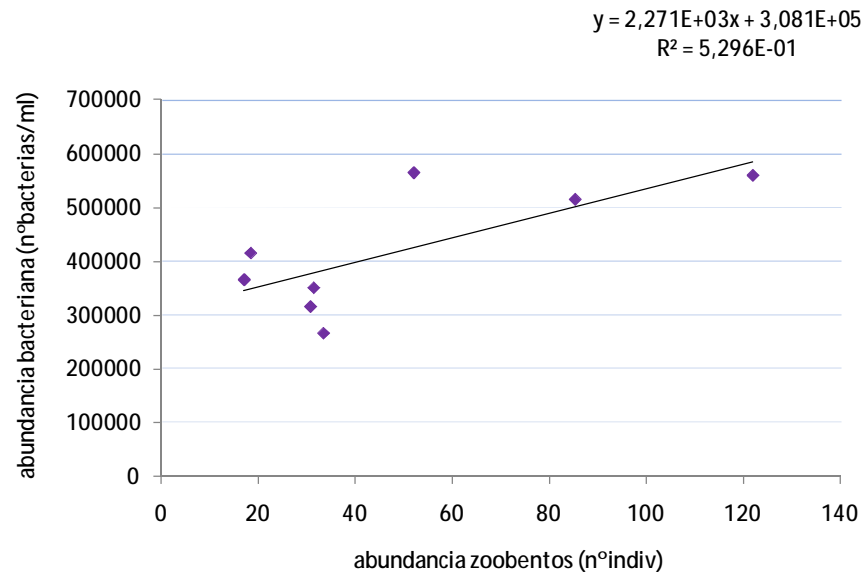


Figura 6.33. Correlación estadísticamente significativa entre la abundancia de zoobentos y la abundancia de bacterioplancton en el interior de los mesocosmos del al final del bioensayo.

6.3.2.6. Zooplancton

Se contabilizaron en total 7 especies constituyentes del zooplancton; 2 de copépodos, 3 de cladóceros y 2 de rotíferos. Además se incluyeron los Ostrácodos, grupo que a priori forma parte del zoobentos, pero cuya abundancia en las muestras de zooplancton, unida a la difícil división entre ambas fracciones en una laguna somera como Carralagroño, le sitúan a caballo entre ambos compartimentos. La variación de la abundancia y diversidad de la comunidad zooplanctónica en el interior de los mesocosmos se vio asociada principalmente a las adiciones de nitrógeno y a la presencia de macrófitos. Los resultados obtenidos del análisis de la varianza multivariante se resumen en la tabla 6.9.

El número de individuos de las dos especies de copépodos identificadas en la laguna, tanto si se contabiliza el total de adultos como si únicamente se tienen en cuenta las

hembras portadoras de puesta, fue significativamente menor en los mesocosmos a los que se añadió nitrógeno ($p<0,05$). Sin embargo, este efecto desapareció para *Cletocampus retrogressus* en presencia de macrófitos (figura 6.34). Las fertilizaciones con dicho nutriente también coincidieron con una reducción significativa ($p<0,05$) de las poblaciones del cladóceros *Dunhevedia crassa*, aunque en este caso únicamente en los mesocosmos con *Ruppia drepanensis*.

Tabla 6.9. Valores significativos de p (en color negro los valores de $p<0,05$ y en rojo los de $p<0,01$) obtenidos con el Anova multivariante para las variables de la comunidad zooplanctónica del interior de los mesocosmos.

ESPECIE	FACTORES							
	Nitrógeno	Fósforo	Macrófitos	Fecha	N*Fósforo	N*Macrófitos	P*Macrófitos	N*P*Macrófitos
<i>Arctodiaptomus salinus</i>	0,008			0,044				
<i>A. salinus</i> HO	0,022		0,009	0,017		0,013		0,028
<i>A. salinus</i> COP								
<i>A. salinus</i> TOT	0,008							
<i>Nauplius</i>			0,015		0,045			
<i>Cletocampus retrogressus</i>	0,017					0,006		
<i>C. retrogressus</i> HO	0,022		0,038			0,017		
<i>C. retrogressus</i> COP			0,009		0,004			0,022
<i>C. retrogressus</i> TOT	0,019					0,008		
<i>Daphnia mediterranea</i>				0,000				
<i>Alona cfr. salina</i>						0,039	0,037	
<i>Dunhevedia crassa</i>	0,006		0,000	0,001		0,006		
<i>Keratella quadrata</i>								
<i>Lecane lamellata</i>								
<i>Ostracoda</i>								0,036

Independientemente de las adiciones de nutrientes, se observó que la abundancia de hembras ovígeras (HO) de ambas especies de copépodos, así como de individuos en el estadio nauplio, fue mayor en los mesocosmos que se encontraban sobre suelo desnudo ($p<0,05$) (figura 6.35). Lo mismo sucedió con la densidad de individuos de la especie de cladóceros *Daphnia mediterranea*, aunque en este caso las diferencias no llegaron a ser estadísticamente significativas ($p=0,195$). *Dunhevedia crassa*, por el contrario, mostró una mayor abundancia ($p<0,001$) de individuos en mesocosmos con macrófitos (figura 6.36).

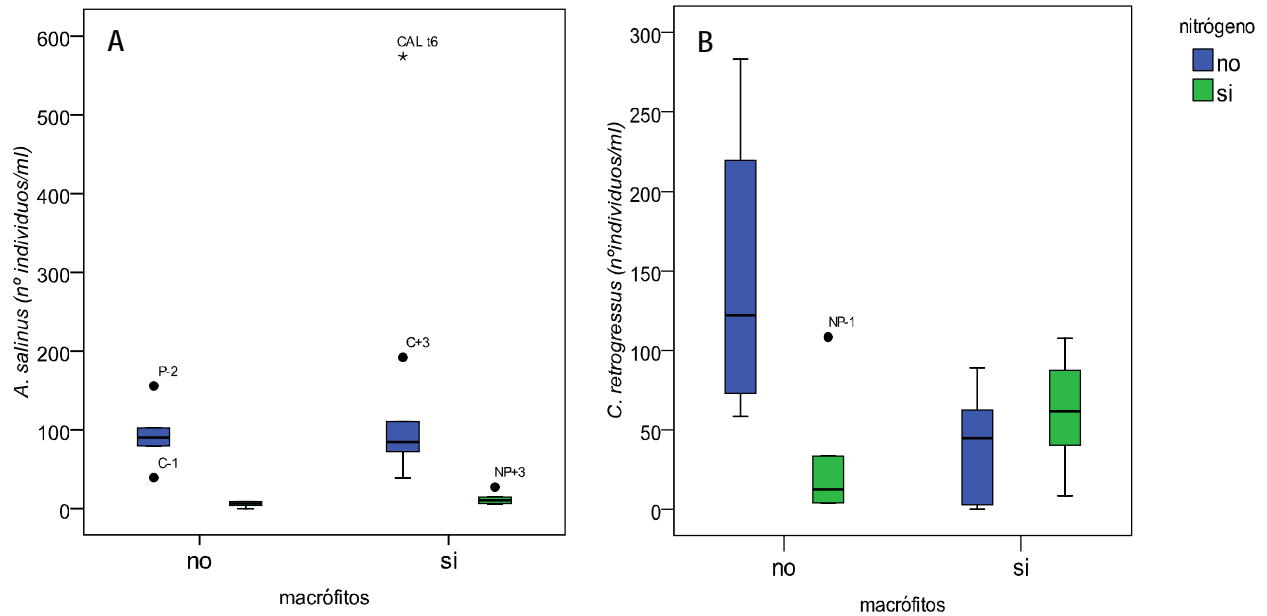


Figura 6.34. A) Diagrama de cajas y bigotes: Abundancia de individuos de la especie *Arctodiaptomus salinus* (nºindividuos/ml) en los mesocosmos en función de los factores macrófitos*nitrógeno al final del experimento. B) Diagrama de cajas y bigotes: Abundancia de individuos de la especie *Cletocampus retrogressus* (nºindividuos/ml) en los mesocosmos en función de los factores macrófitos*nitrógeno al final del experimento. Obsérvese la diferencia de escalas.

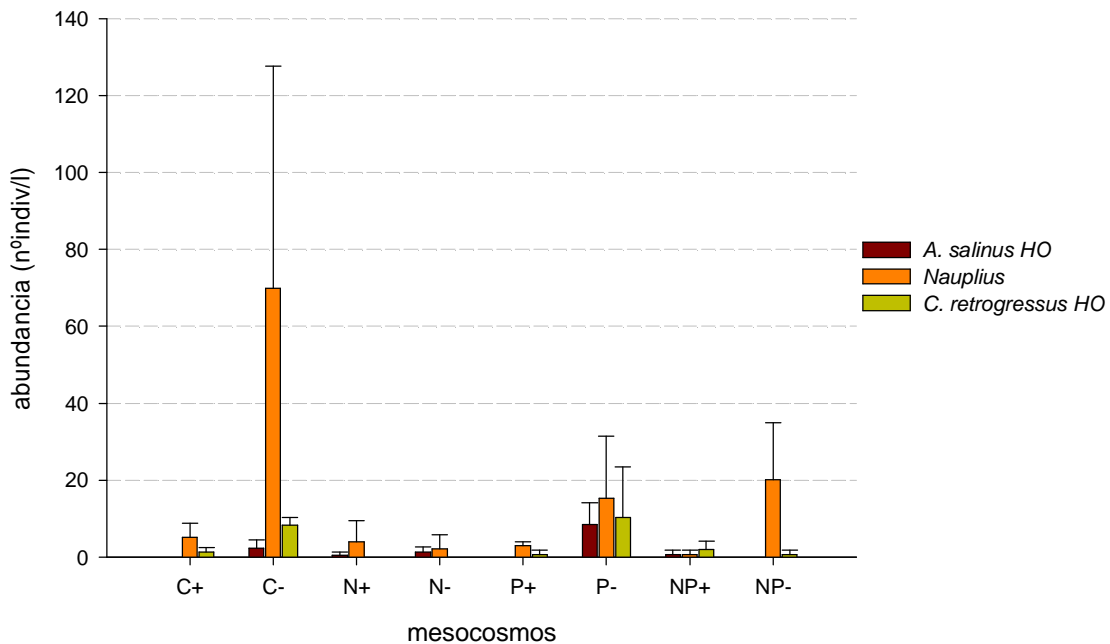


Figura 6.35. Abundancias medias de hembras ovígeras de las dos especies de copépodos y de individuos en el estadio nauplio al final del bioensayo en función de los tratamientos aplicados.

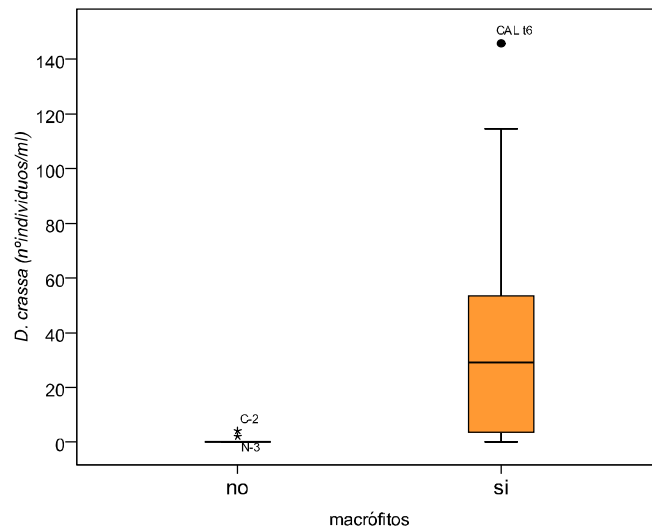


Figura 6.36. Diagrama de cajas y bigotes: Abundancia de individuos de la especie *Dunhevedia crassa* en los mesocosmos con ausencia (“no”) y presencia (“si”) de macrófitos al final del experimento.

Por otra parte, las abundancias de ambos cladóceros, así como la del copépodo calanoide *Arctodiaptomus salinus*, presentaron diferencias significativas entre los momentos inicial y final del experimento. La abundancia de *Dunhevedia crassa* aumentó ($p=0,001$), y las de *Daphnia mediterranea* ($p<0,001$) y *A. salinus* ($p<0,05$) disminuyeron (figura 6.37).

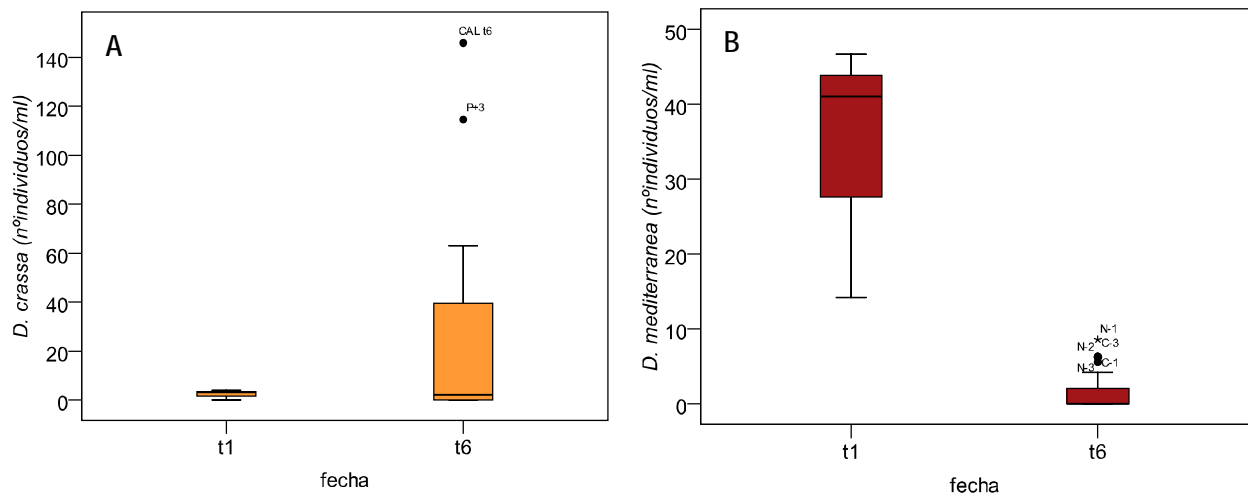


Figura 6.37. A) Diagrama de cajas y bigotes: Abundancia de individuos de la especie *Dunhevedia crassa* en los mesocosmos al comienzo y al final del experimento de adición. B) Diagrama de cajas y bigotes: Abundancia de individuos de la especie *Daphnia mediterranea* en los mesocosmos al comienzo y al final del experimento. Obsérvese la diferencia de escalas.

La interacción entre la adición o no de fósforo y la presencia o ausencia de macrófitos se vio asociada a diferencias significativas ($p < 0,05$) en la abundancia del cladócono *Alona salina* (figura 6.38). En ausencia de macrófitos, la abundancia de este cladócono se vio favorecida en los mesocosmos a los que se les añadió fósforo, aunque las diferencias no fueron muy claras. Por el contrario, en presencia de macrófitos, su abundancia fue claramente mayor en los tratamientos sin fósforo, mostrando valores máximos en los mesocosmos N+.

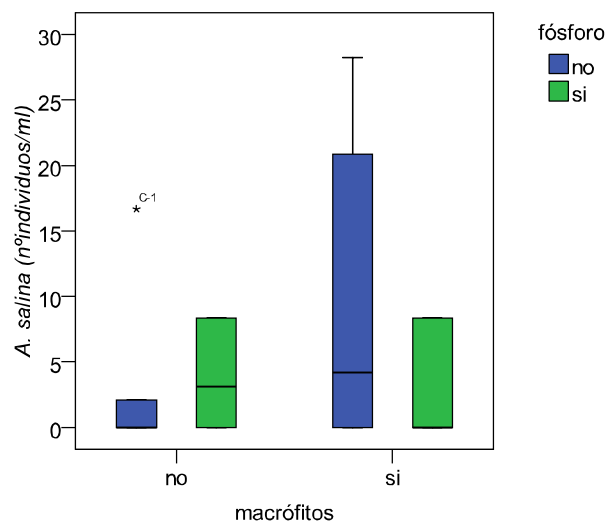


Figura 6.38. Diagrama de cajas y bigotes: Abundancia de individuos de la especie *Alona salina* en los mesocosmos en función de los factores macrófitos*fósforo al final del experimento.

También el efecto de la interacción entre los factores “nitrógeno” y “fósforo”, tanto teniendo en cuenta como ignorando el factor “macrófitos”, dio como resultado diferencias significativas ($p < 0,05$) o marginalmente significativas ($p = 0,053$) respecto a la presencia de copepoditos de *C. retrogressus*, de hembras ovígeras de *A. salinus*, de nauplios de copépodos y de *Ostracoda* (figura 6.39).

Los copepoditos de *C. retrogressus*, al igual que los nauplios, fueron más abundantes en los controles y en los tratamientos NP, más aún si se encontraban sobre suelo desnudo. La abundancia de hembras ovígeras de *A. salinus* fue significativamente mayor en ausencia de nitrógeno, y dentro de esto, pareció verse favorecida en los tratamientos con fósforo, concretamente en los P-. Los *Ostracoda* se asociaron en general la presencia de macrófitos, salvo en el tratamiento NP-, en el que alcanzaron sus abundancias máximas.

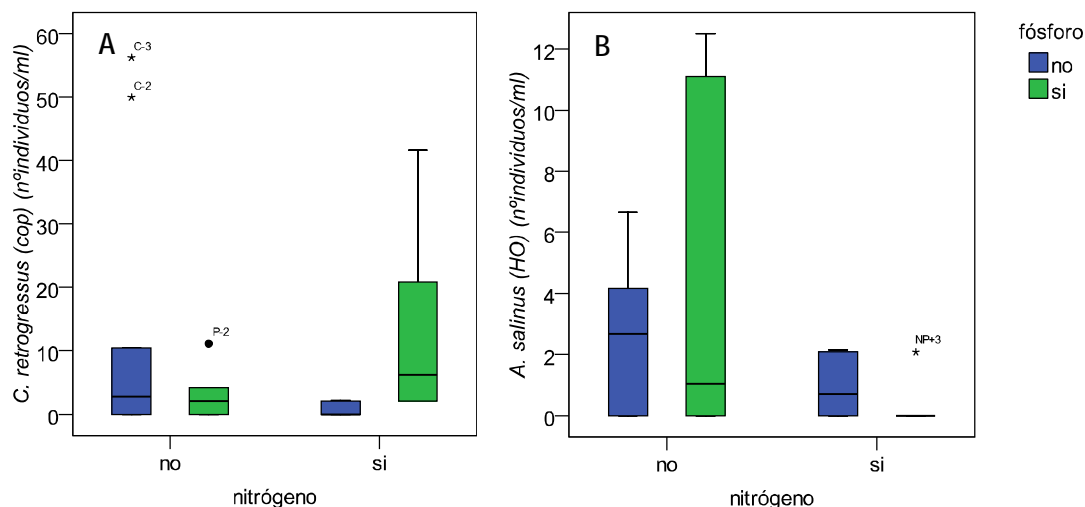


Figura 6.39. A) Diagrama de cajas y bigotes: Abundancia de individuos de la especie *Cletocampus retrogressus* en el estadio de copepoditos en los mesocosmos en función de los factores nitrógeno*fósforo al final del experimento. B) Diagrama de cajas y bigotes: Abundancia de hembras ovígeras de la especie *Arctodiaptomus salinus* en los mesocosmos en función de los factores nitrógeno*fósforo al final del experimento. Obsérvese la diferencia de escalas.

6.3.2.7. Zoobentos

En la figura 6.40 se resumen las abundancias medias de individuos de los diferentes taxones de zoobentos en los mesocosmos al final del experimento. Se identificaron en total 6 taxones (*Oligochaeta*, *Nematoda*, *Ostracoda*, *Chironominae*, *Dolichopodidae* y *Corixidae*), de los cuales se incluyó en una misma categoría denominada “Otros” a *Dolichopodidae* y *Corixidae*, por su escasísima presencia en las muestras procesadas. La diversidad es más baja que la obtenida de media en los muestreos cualitativos de mayo y junio de la laguna (11,5 taxones) (tabla 4.13, capítulo 4) pero idéntica a la media obtenida en los muestreos cuantitativos realizados en mayo y junio de 2004 en la laguna (6 taxones) (figura 4.22, capítulo 4).

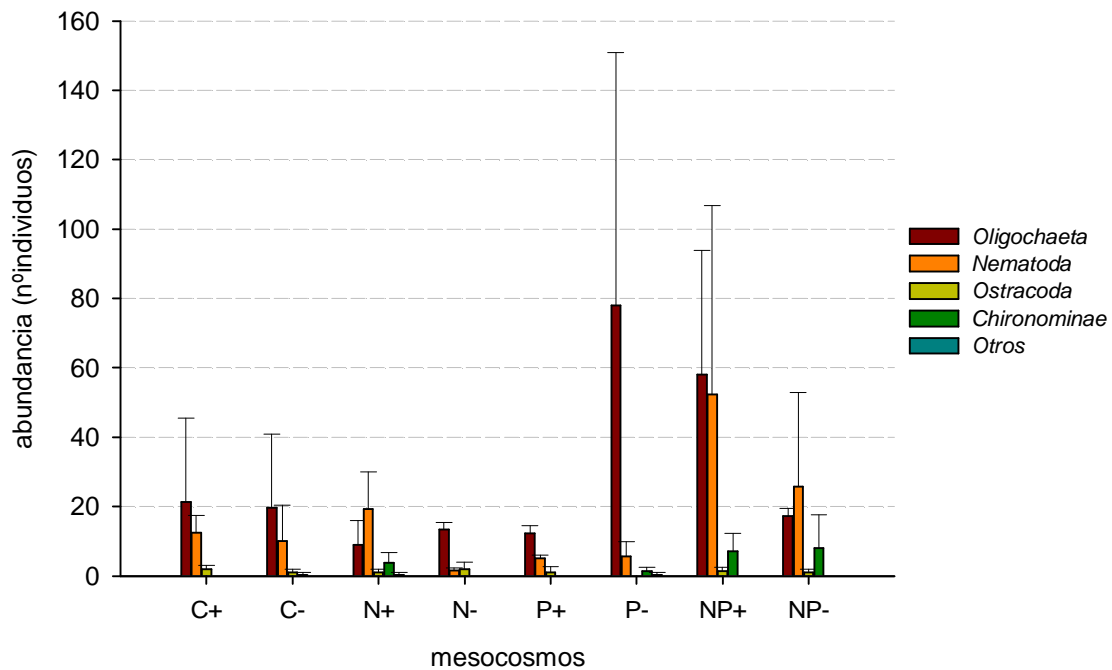


Figura 6.40. Abundancia media de individuos de los diferentes grupos de zoobentos en los distintos tratamientos.

Se detectaron pocos casos de influencia significativa ($p < 0,05$) de los factores seleccionados sobre el número de individuos observados de los diferentes taxones. La abundancia de la subfamilia *Chironominae* se vio favorecida de forma estadísticamente significativa por las adiciones de nitrógeno ($p = 0,02$) y por las concentraciones elevadas de clorofila ($p = 0,025$) (figura 6.41). Respecto a dichos valores, se creó una variable categórica para separar a los mesocosmos en dos grupos en función de la concentración de clorofila; en el grupo etiquetado como “no” estarían los mesocosmos en los que la concentración de clorofila existente en el agua no supera los $8 \mu\text{g/l}$, mientras al grupo etiquetado como “sí” pertenecerían los mesocosmos con una concentración de clorofila en el agua por encima de $150 \mu\text{g/l}$. La adición de fósforo fue el otro factor que ejerció un efecto significativo ($p = 0,048$), en este caso asociándose al incremento del número total de individuos contabilizados en cada uno de los mesocosmos (figura 6.42).

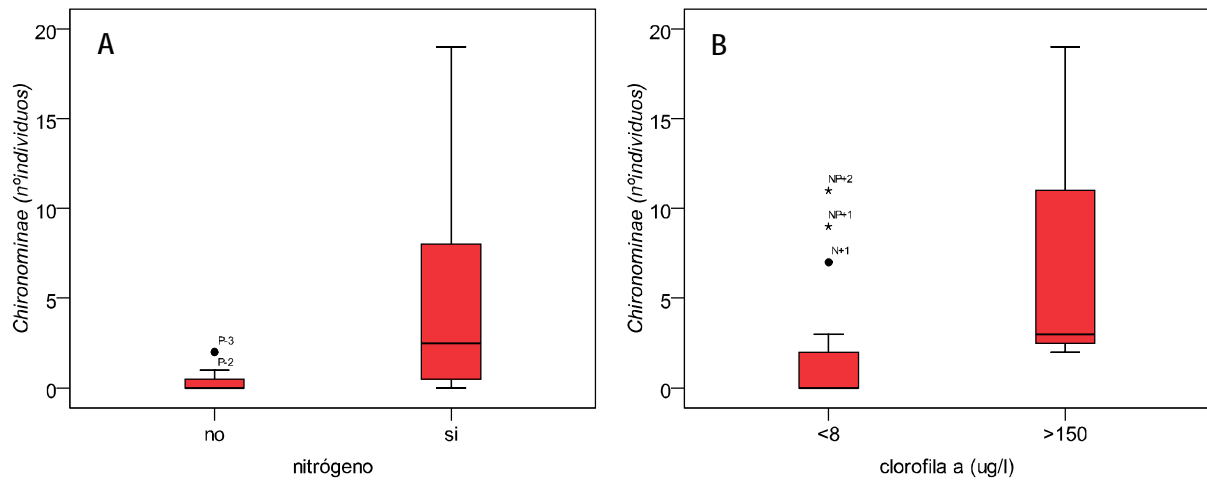


Figura 6.41. A) Diagrama de cajas y bigotes: Abundancia de individuos de la subfamilia *Chironominae* en función del factor "nitrógeno" (su no adición:"no" o su adición:"si") en los mesocosmos al final del experimento. B) Diagrama de cajas y bigotes: Abundancia de individuos de la subfamilia *Chironominae* en función del factor "clorofila a" en los mesocosmos al final del experimento.

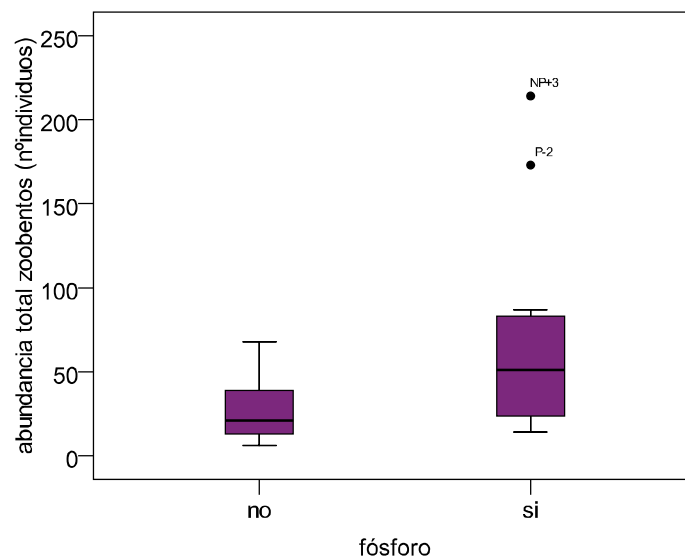


Figura 6.42. Diagrama de cajas y bigotes: Abundancia total de individuos de la comunidad zoobentónica en función del factor "fósforo" (su no adición:"no" o su adición:"si") en los mesocosmos al final del experimento.

6.4.Discusión

6.4.1. Mesocosmos

El mero hecho de observar el efecto que determinadas alteraciones pueden tener en un ecosistema a través del empleo de bioensayos puede presentar algunas limitaciones. La primera está relacionada con las mayores temperaturas y consiguiente evaporación debidas al confinamiento en el interior de los mesocosmos. A dicha evaporación se une un aislamiento respecto del agua libre de la laguna en los mesocosmos, y una menor influencia del agua mineralizada que entra desde el sedimento. Todo esto da lugar a valores más altos de conductividad eléctrica en el interior de los mesocosmos.

Los valores elevados de pH suelen estar relacionados con la presencia de actividad fotosintética. Esto se debe a que la captación del CO_2 que se produce durante la fotosíntesis puede llevar a un ascenso del pH. Se puede, por tanto, interpretar que es en los mesocosmos con macrófitos (con valores más altos de pH) en los que se da una mayor actividad fotosintética. Sin embargo, en dichos mesocosmos, la adición de fósforo no tiene un efecto marcado sobre la tasa fotosintética, y, por tanto, sobre los cambios de pH. Esta situación puede deberse a que la biodisponibilidad para el fitoplancton del fósforo que se añade al agua de estos mesocosmos se ve reducida en presencia de *Ruppia*. Así, los macrófitos provocarían la retirada del fósforo del agua de dos maneras. La primera es la asimilación del mismo, y la segunda se basa en la coprecipitación del fosfato con CaCO_3 , mediada por el incremento de pH que tiene lugar gracias a la producción primaria (Otsuki y Wetzel, 1972, Granéli y Solander, 1988, Dieberg *et al.*, 2002, Kufel y Kufel, 2002). En los microambientes de la superficie de los macrófitos, donde la remoción del CO_2 puede conducir a un pH alto (valores por encima de 9), la coprecipitación resultante del carbonato y del fosfato para formar fosfato de calcio, poco soluble en el agua, limita el crecimiento fitoplanctónico. Como la clave es el incremento de pH, la precipitación del fósforo también podría venir dada por la actividad fotosintética de algún otro productor (Otsuki y Wetzel, 1972, Murphy *et al.*, 1983, House, 1990, Díaz *et al.*, 1994, Noe *et al.*, 2001 y Dodds, 2003) o por incrementos de pH de origen abiótico (Richardson, 1985, Reddy *et al.*, 1999). En Carralagroño, esta retirada del fósforo disuelto en presencia de macrófitos constituye uno de los mecanismos esenciales para comprender el funcionamiento de la laguna y de sus productores primarios.

En los mesocosmos no “tamponados” por la presencia de los macrófitos, la adición de fósforo sí parece tener un efecto de incremento de la actividad fitoplanctónica. En este

caso, el fósforo beneficia al fitoplancton, que incrementan su biomasa y su actividad fotosintética, provocando una subida del pH y del porcentaje de saturación de oxígeno disuelto. Sin embargo, tanto en los mesocosmos NP- como en los P-, los valores de clorofila encontrados en los primeros muestreos del experimento no son tan altos como para pensar en una presencia importante de fitoplancton, por lo que podría ser la precipitación química la que, en mayor medida, provocara la retirada de fósforo en esta primera etapa. A partir de la tercera fertilización se establecen diferencias entre los mesocosmos P- y NP-. En los primeros, el nitrógeno pasa a ser ligeramente limitante para el crecimiento fitoplanctónico, por lo que el fósforo no se asimila de forma tan inmediata. De hecho, la composición fitoplanctónica no se muestra muy diferente a la observada en los mesocosmos control sin macrófitos. En los mesocosmos NP- se registran ya hasta el final del experimento valores muy bajos de fósforo reactivo soluble. Dicho fósforo es retirado del sistema probablemente por un incremento en el consumo por parte de una biomasa de fitoplancton cada vez mayor, que se ve reflejada indirectamente en la concentración de clorofila *a* y directamente en el análisis de la propia comunidad. Los valores de pH y de oxígeno también confirman este crecimiento del fitoplancton. Inicialmente, los porcentajes de saturación de oxígeno disuelto son inferiores en los mesocosmos sobre suelo desnudo, pero a lo largo del bioensayo van incrementándose llegando a alcanzar los valores máximos absolutos del experimento. Del mismo modo, el aumento de biomasa fitoplanctónica que tiene lugar en el transcurso del bioensayo en estos mesocosmos fertilizados y sin macrófitos provoca que los incrementos de oxígeno diario que se registran en ellos se igualen con los de los mesocosmos con macrófitos a medida que avanza el experimento.

Respecto a los mesocosmos con macrófitos, los tratados sólo con fósforo se comportan de la misma manera que los controles, debido a la no-adición de nitrógeno, circunstancia común a ambos grupos. Las entradas de fósforo no se traducen en variaciones de oxígeno en los mesocosmos P+ porque gran parte del fósforo añadido no está disponible para los productores no macrófitos, y porque la actividad de los macrófitos no parece verse afectada por las adiciones de fósforo, y esto queda reflejado en los valores de pH y de OD, así como en la biomasa y en la producción primaria de *Ruppia*. El crecimiento de *Ruppia* en Carralagroño se ve acentuado cuando, con o sin adiciones de fósforo, como éste precipita, el fitoplancton no se desarrolla porque no encuentra fósforo disponible, y no compite por los recursos. La ausencia de efecto de las adiciones de fósforo sobre el fitoplancton en presencia de *Ruppia* también se demuestra en las grandes semejanzas observadas en el estudio detallado de la comunidad en los mesocosmos N+ y NP+. La mayor concentración de fósforo total en el sedimento de los mesocosmos P+ respecto a los P-, sería una prueba más de la retirada del fósforo por precipitación en los mesocosmos con macrófitos (Dieberg *et al.*, 2002).

Cuando las adiciones de fósforo en presencia de macrófitos van acompañadas de nitrógeno, estos productores son capaces de consumir todo el fósforo disuelto añadido.

Sin embargo, cuando sólo se fertiliza con fósforo, llega un momento en que éste no se llega a retirar totalmente, bien sea porque su consumo se ve limitado por la escasez de nitrógeno, bien por una saturación de los mecanismos de precipitación del mismo, principalmente los de tipo biológico, o bien porque se está liberando fósforo inorgánico de procesos de descomposición de los organismos. Esta última hipótesis estaría apoyada por el incremento de fósforo reactivo soluble (P_{RS}) que se da en la fase final en los mesocosmos control con macrófitos, y por la mayor concentración de Pt observada en todos los mesocosmos también en las últimas campañas del bioensayo. En general, los macrófitos sumergidos pueden considerarse sumideros de fósforo durante su crecimiento y potenciales fuentes de fósforo durante los breves períodos de senescencia próximos al verano (Carpenter y Lodge, 1986, Rørslett *et al.*, 1986, Granéli y Solander, 1988, Jones, 1990, Sondergaard y Moss, 1998), y así se comportan también en nuestro caso. Como es lógico pensar, juegan un papel muy importante en los ciclos de nutrientes al unir el sedimento con el agua que tienen por encima (Barko y James, 1998). Denny (1972) confirmó la conclusión de autores anteriores de que ambos, sedimento y agua, pueden aportar nutrientes al desarrollo de los macrófitos. Fósforo y nitrógeno son dos nutrientes que han sido estudiados en numerosas ocasiones, llegando a la conclusión, en la mayoría de ellas, de que ambos son nutrientes para los que el sedimento es la principal fuente de obtención para los macrófitos (Barko *et al.*, 1991). Por tanto, y ya centrados en el experimento, puede haber nutrientes disponibles para los macrófitos que no lo estén para el fitoplancton, como por ejemplo el fósforo que precipita y se va al sedimento. En los tratamientos con ambos nutrientes, en los que los productores retirarían más fácilmente el fósforo del sistema en forma de biomasa, es en ausencia de macrófitos donde se dan las concentraciones más elevadas de fósforo total en el sedimento. En este caso, la explicación puede basarse en que la tasa de transferencia del fitoplancton hacia el sedimento es mucho mayor que la de los macrófitos, y su descomposición más rápida, aunque también podría tratarse de la presencia de fitobentos.

En situaciones en las que no hay fósforo disponible porque es consumido o retirado por los productores, algunos organismos podrían recurrir a la síntesis de fosfatasas. Halemejko y Chrost (1984), señalan que los microorganismos que participan en la descomposición del fitoplancton están dominados por bacterias productoras de fosfatasas, que podrían estar actuando en este caso. Sin embargo, en Carralagroño se observan tasas más altas de actividad fosfatasa alcalina (APA) en los mesocosmos que contienen macrófitos (en los que la presencia de bacterias es siempre más elevada y la de fitoplancton está más limitada). Esto lleva a pensar que es posible que los macrófitos se estén aprovechando de esta liberación de fósforo inorgánico llevada a cabo por las bacterias en el sedimento.

La mayor o menor disponibilidad de fósforo estaría, pues, condicionada por la presencia de macrófitos. Se puede hablar, por tanto, de un control de la eutrofización por parte de los macrófitos, basado en el incremento de la precipitación de fósforo y en su propia captación. Sin embargo, esta capacidad de tamponamiento se pierde hacia el final del experimento, al mismo tiempo que comienza a darse la descomposición en los mesocosmos. Las adiciones de nitrógeno lograrían amortiguar el papel de controladores de la eutrofización de los macrófitos y dejarían así vía libre al fitoplancton.

La segunda cuestión clave para intentar comprender el procesado de los nutrientes en la laguna de Carralagroño se basa fundamentalmente en cómo afecta el nitrógeno a los productores primarios presentes en el sistema. La adición de compuestos de nitrógeno tiene un efecto negativo a corto plazo, sobre todo en presencia de macrófitos, sobre los niveles de pH y de oxígeno disuelto, que en principio son un reflejo de la actividad fotosintética (figuras 6.4, 6.5 y 6.6). Este perjuicio que el nitrógeno ocasiona a los macrófitos se refleja también en los valores de biomasa (figura 6.28), y puede deberse a dos efectos. El primero sería indirecto y consistiría en que el aumento de nitrógeno inorgánico provoca un incremento en la biomasa fitoplanctónica y lleva a una reducción de la luz disponible para los macrófitos (Touchette y Burkholder, 2000) o bien beneficia a organismos no fotótrofos que se aprovechan de la situación para competir eficazmente con los fotótrofos. El segundo sería un efecto directo de toxicidad debida a las elevadas concentraciones de compuestos de nitrógeno. Éste último puede resultar decisivo, reduciendo el crecimiento de *Ruppia drepanensis* (Santamaría *et al.*, 1994) o retardando y hasta evitando su floración (Santamaría *et al.*, 1995). Este tipo de efectos tóxicos de los compuestos de nitrógeno también se han comprobado para otras fanerógamas acuáticas (Bird *et al.*, 1998; Touchette y Burkholder, 2000, Leoni *et al.*, 2008, Van der Heide *et al.*, 2008). Sin embargo, al contrario de lo que cabría esperar, la asimilación de carbono por parte de los macrófitos no parece verse afectada por las adiciones de nutrientes (figura 6.31). Este mismo comportamiento es observado en el laboratorio para *Ruppia drepanensis* por Santamaría y col. (1994).

A pesar del aparente efecto negativo inicial mencionado, los macrófitos consumen el amonio que se añade en sus mesocosmos con gran eficacia, contribuyendo así a mitigar la posible eutrofización debida a fertilizantes amoniacales. De las dos formas empleadas, el amonio es la forma de nitrógeno inorgánico preferida por los productores primarios en Carralagroño, como queda demostrado por las concentraciones de amonio y nitratos medidas en los mesocosmos. Aunque son capaces de utilizar ambos compuestos, generalmente prefieren amonio, incluso cuando el nitrato es más abundante en el medio, lo que se ha demostrado por muchos autores en ambientes marinos (Dugdale, 1976, Collos y Slawyk, 1980, McCarthy, 1980, 1981, Syrret, 1981) y lacustres (Toetz *et al.*, 1973, 1977, Murphy, 1980, McCarthy *et al.*, 1982 Ozimek *et al.*, 1993, Vermeer *et al.*, 2003). Algunos de ellos ya emplearon métodos basados en

isótopos estables. Esta preferencia del amonio sobre los nitratos se debe a que la asimilación de nitratos requiere energía para reducirlos, mientras que la de amonio no (Eppley *et al.*, 1969, Syrett, 1981, Dorch y Conway, 1984). Normalmente, la presencia de nitratos no tiene efectos significativos sobre la captación de amonio, pero sí se ha observado una influencia negativa de la disponibilidad de amonio sobre la asimilación de nitrato en algunos experimentos (Haines y Wheeler, 1978; Macklon *et al.*, 1990; Korb y Gerard, 2000). Por todo ello, los nitratos quedan disueltos en el agua sin que los organismos de Carralagroño sean capaces de consumir más que una pequeña parte. Respecto a los productores primarios presentes en los mesocosmos sobre suelo desnudo (fundamentalmente fitoplancton) éstos no llegan a consumir más que una parte del amonio. Sólo una vez que la población de fitoplancton es más abundante en los mesocosmos NP-, éste es capaz de consumir el NH_4^+ del mismo modo que los macrófitos.

Respecto al nitrógeno hallado en el sedimento de la laguna, su concentración en los mesocosmos fertilizados con nitrógeno y en los controles es mayor en ausencia de macrófitos, probablemente porque los restos del fitoplancton, que crece más en ausencia de macrófitos, se incorporan al sedimento después de haber captado grandes cantidades de nitrógeno. En las fertilizaciones que incluyen fósforo, con o sin nitrógeno, al darse una mayor actividad macrofítica, la necromasa generada por los macrófitos iría a parar al sedimento, y por eso la concentración de N_T es mayor en presencia de macrófitos. La clorofila *a* del sedimento podría proceder de pequeños fragmentos de macrófitos y restos de fitoplancton que se van acumulando.

Las concentraciones más altas de clorofila *a* en el agua se dan bajo los tratamientos que incluyen nitrógeno. El crecimiento del fitoplancton se ve favorecido bajo dichas condiciones, más aún si pensamos que los macrófitos sufren los efectos de toxicidad ya explicados. Esta hipótesis se confirma de nuevo con el estudio de la comunidad fitoplanctónica. Por un lado, el incremento de densidad total de células en los mesocosmos que tiene lugar del principio al final del experimento se da de manera significativa en algunos de los tratamientos que incluyen adición de nitrógeno, que podrían beneficiar al fitoplancton *per se* y respecto a la situación de competencia por los nutrientes con los macrófitos. Además, la presencia de macrófitos interfiere sobre la densidad fitoplanctónica, más aún en interacción con los otros factores y en un sentido o en otro dependiendo de las especies.

El desarrollo fitoplanctónico en forma de *bloom* en Carralagroño tiene lugar sólo para determinadas especies o clases (*Chlorophyceae* y *Chrysophyceae*), y responde a las entradas masivas de nutrientes. Por este mismo motivo, las especies de ambas clases presentan densidades más elevadas en la segunda mitad del bioensayo, debido a que la

acumulación de nutrientes se hace más patente. En el caso de las diatomeas, sólo *Navicula veneta* presenta mayores abundancias ante los aportes de nutrientes, concretamente de nitrógeno, pero nunca en la misma medida que las otras clases.

Las especies de clorofíceas que se muestran más abundantes en los mesocosmos son las que responden a los tratamientos efectuados en ausencia de macrófitos, concretamente al tratamiento con N o con N y P simultáneamente. En general muestran más afinidad por los mesocosmos sin macrófitos. Además, algunas de las especies de mayor biovolumen dentro de las *Chlorophyceae* presentes en los mesocosmos, *Gloeomonas sp.* ($246,6\mu\text{m}^3$) y *Chlamydomonas sp.* ($138,8\mu\text{m}^3$), únicamente aparecieron en mesocosmos fertilizados con nitrógeno y sin macrófitos.

Dunaliella sp. fue uno de los taxones más abundantes y frecuentes en los mesocosmos. Se trata de un taxón típico de medios salinos. Además, ha sido encontrado por otros autores en aguas muy contaminadas y fluctuantes (Bharati *et al.*, 2001).

Las especies del género *Chlamydomonas* forman parte del fitoplancton en condiciones de alta concentración de nitrógeno y fósforo (Leland *et al.*, 2001), situación que coincide con los tratamientos en los que se ve favorecida *Chlamydomonas sp.* en el bioensayo. Son capaces de sobrevivir en ecosistemas extremos en cuanto a condiciones de pH y de conductividad (Lessman *et al.*, 2000), así como en ambientes inestables (Allende e Izaguirre, 2003), características todas ellas propias de lagunas salinas temporales.

Binuclearia tectorum se ha identificado en lugares tan dispares como tapetes microbianos en ecosistemas lacustres antárticos (Fumanti *et al.*, 1996), o formaciones epífitas en zonas someras del Lago Gårdsjön, en Suecia, donde se relaciona con procesos de acidificación (Lazarek, 1985). En Carralagroño no mostró preferencia por ninguno de los tratamientos aplicados.

Kirchneriella contorta es una especie que ha demostrado preferir valores elevados de la relación N:P (Cuvín-Aralar *et al.*, 2004, Vuorio *et al.*, 2005). En el bioensayo prefiere principalmente la ausencia de macrófitos y los tratamientos con ambos nutrientes o sólo con nitrógeno. La cápsula mucilagínosa que rodea a la célula probablemente le proporciona protección frente a altas concentraciones de NaCl, ya que se muestra capaz de adaptarse a un rango amplio de salinidades (Ferroni *et al.*, 2007), lo que queda demostrado por su presencia en la laguna.

Respecto a las crisofíceas, también responden con altas densidades a los tratamientos que incluyen nitrógeno, aunque no siempre prefieren la ausencia de macrófitos. Aunque algunas especies de la clase *Chrysophyceae* se caracterizan por estar más presentes en ambientes oligotróficos, la cualidad más notable de los grupos identificados en la laguna de Carralagroño, como por ejemplo las especies del género *Chromulina*, es su cosmopolitismo y gran capacidad de supervivencia en muchos tipos de ambientes. Son especies oportunistas, que soportan condiciones estresantes. Tienen un tamaño pequeño (Carrick, 2005) ($<6\mu\text{m}$ de diámetro y $<85\mu\text{m}^3$ de biovolumen las medidas en Carralagroño), por lo que son alimento fácil de cladóceros del género *Daphnia* o de copépodos calanoides (Makarewicz *et al.*, 1998). Sobreviven en ecosistemas con valores de pH y de conductividad extremos (Lessman *et al.*, 2000), con bajos niveles de saturación de oxígeno (Bharati *et al.*, 2001), y en aguas contaminadas y con altas salinidades (Leung *et al.*, 2001, Millie *et al.*, 2004). *Mallomonas sp.*, aunque mucho más grandes ($692\mu\text{m}^3$ de biovolumen las medidas en Carralagroño), son también cosmopolitas y de amplia distribución, a pesar de su aparentemente frágil capacidad de dispersión (Kristiansen, 2008; Janatkova y Nemkova, 2009). En Carralagroño prefieren la presencia de macrófitos, porque éstos controlan la presencia de nutrientes en el agua.

Cocconeis placentula, la más frecuente de las diatomeas que aparecen en los mesocosmos, es una especie que puede considerarse cosmopolita (Montesanto *et al.*, 1999), y cuya ecología parece ajustarse bien a las condiciones presentes en Carralagroño. Es capaz de tolerar ambientes mesotróficos a eutróficos (Walsh y Wenep, 2009), y se encuentra en aguas salobres o alcalinas bien oxigenadas con alto contenido en nutrientes (Van Dam *et al.*, 1994; Montesanto *et al.*, 1999; Hassan *et al.*, 2009). Además, soporta niveles importantes de herbicidas (Debenest *et al.*, 2009), que serían esperables en una laguna que se encuentra rodeada casi totalmente por cultivos.

Otro ejemplo de especie que se encuentra en aguas salobres con alto contenido en nutrientes (Van Dam *et al.*, 1994; Hassan *et al.*, 2009) es *Navicula veneta*. Esto puede explicar que los tratamientos con nitrógeno incrementen su densidad y la de otras especies de diatomeas en los mesocosmos en las últimas campañas del experimento. Se asocia con altas conductividades y con sustratos de grano fino (De Fabricius *et al.*, 2003), ambas condiciones que se dan en Carralagroño.

En la misma línea se puede argumentar que *Pleurosigma salinarum* sea una de las especies de diatomeas más frecuentes en el interior de los mesocosmos. Es típica de sistemas salinos, habiendo demostrado ser capaz de tolerar amplios rangos de sal (Rahaman, 2006) como los que pueden medirse en Carralagroño.

El incremento de biovolumen, a diferencia del de densidad, está relacionado con el transcurso del tiempo en presencia de adiciones de nitrógeno en el bioensayo, tanto para la clase *Chrysophyceae* como para *Bacillariophyceae*, no sólo cuando se tiene en cuenta la presencia o ausencia de macrófitos. Las diferencias entre unas clases y otras medidas en biovolumen se deben al mayor tamaño que, en general, tienen las células de diatomeas y clorofíceas respecto a las crisofíceas. De los taxones más frecuentes identificados en la laguna y en el bioensayo, el biovolumen medio calculado para las diatomeas es de $616\mu\text{m}^3$ frente a $199\mu\text{m}^3$ de las clorofíceas y $40\mu\text{m}^3$ de las crisofíceas más frecuentes y abundantes.

Los resultados de producción primaria confirman la preponderancia del fitoplancton como fracción productora en la laguna ya mencionada en el capítulo 5, más aún con aportes elevados de nutrientes. La ausencia de macrófitos también favorece el desarrollo de las algas fitoplanctónicas, ya que en esta situación el fósforo queda libre en la columna de agua para poder ser captado. Las clorofíceas fueron la clase dominante del fitoplancton en los momentos t4 y t6 del bioensayo en los mesocosmos NP-, y más concretamente *Chlamydomonas sp.* Esta especie supuso un 75 y un 82% de la población fitoplanctónica en densidad y un 92 y un 67% en biovolumen, respectivamente, en dicho tratamiento, en los momentos t4 y t6. Por tanto, esta fue la especie que más aportó a la producción fitoplanctónica y a la producción primaria total en estas circunstancias.

Los compuestos que se forman a causa de la precipitación del fósforo con otros iones en los tratamientos con fósforo en presencia de macrófitos pueden estar siendo los causantes de las menores tasas de producción observadas para el fitobentos en estos mesocosmos. Los macrófitos de nuevo parecen ser un obstáculo para el desarrollo de estas poblaciones algales del sedimento, privándoles de la disponibilidad de luz y nutrientes necesarios.

La composición de la comunidad zooplanctónica varía en los mesocosmos asociada principalmente a las adiciones de nitrógeno y a la presencia de macrófitos. La abundancia de las dos especies de copépodos, que suponen los dos grupos con una mayor representación media en los mesocosmos, así como la del cladócero *Dunhevedia crassa*, tercera especie en abundancia de media, se ven reducidas con las adiciones de nitrógeno, lo que podría significar su preferencia por ambientes de aguas claras, dominados por macrófitos, y en los que la presencia de fitoplancton sea reducida, o también puede estar indicando cierta toxicidad de los compuestos de nitrógeno para estos organismos. Esto último ya ha sido descrito por otros autores que se refieren a la influencia negativa del amonio sobre la supervivencia o el crecimiento de varias especies de cladóceros y rotíferos (Adamsson *et al.*, 1998, Andersen y Buckley, 1998, Gama-Flores *et al.*, 1999, Roex *et al.*, 2000, Mangas-Ramírez *et al.*, 2002, Sarma *et al.*,

2003). *Alona salina*, por el contrario, parece desarrollarse mejor en Carralagroño en situaciones que favorecen la presencia de fitoplancton, es decir, ausencia de macrófitos y adición de fósforo o presencia de macrófitos y adición de nitrógeno. La mayor resistencia a toda clase de compuestos que puedan suponer cierta toxicidad por parte de los organismos adaptados a vivir en aguas concentradas es un hecho casi general (Margalef, 1998), y éste es el cladócero más tolerante a salinidades altas de los que se han identificado en Carralagroño (Boronat *et al.*, 2001).

La mayor presencia de nauplios de copépodos y de *Daphnia mediterranea* en mesocosmos sobre suelo desnudo puede deberse a que ambos abundan en las primeras etapas del ciclo hidrológico, cuando aún no hay macrófitos. Son organismos cuyas formas de resistencia se encuentran en el sedimento en fase de latencia y surgen en cuanto se da una lámina de agua de unos pocos centímetros. Posteriormente, los nauplios evolucionan a otros estadios y los cladóceros de la especie *D.mediterranea* son desplazados por otros que van más asociados a los macrófitos y a temperaturas más altas, como *Dunhevedia crassa*, más abundante al final del experimento, al contrario que *Daphnia*.

Respecto al zoobentos, las adiciones de fósforo favorecen indirectamente la abundancia total de individuos. En presencia de macrófitos, dichas adiciones no tienen ningún efecto sobre los productores primarios algales, pero sí parecen favorecer los incrementos de biomasa de *Ruppia drepanensis*, aunque no más que en los controles, mientras que en ausencia de los mismos, se produce un desarrollo acusado del fitoplancton. En resumen, cuando hay fósforo, hay productores primarios, y es posible que esta condición sea la que más favorece a los macroinvertebrados del bentos, ya que supone la disponibilidad de refugio y de fuente de alimento.

Los individuos de la subfamilia *Chironominae*, que constituyen un 6% de media respecto a la abundancia total de individuos en el interior de los mesocosmos, abundan en los mesocosmos en los que el fitoplancton se ve favorecido respecto a los macrófitos, es decir, en condiciones de concentraciones elevadas de nutrientes. Es sabido que ciertas especies de *Chironomidae* se utilizan como indicadoras de aguas ricas en nutrientes y materia orgánica (Adriaenssens *et al.*, 2004).

Las bacterias del plancton son más abundantes en presencia de macrófitos, ya que les beneficia la disponibilidad de una mayor diversidad de sustratos de los que obtener materia y energía.

6.4.2. Implicaciones a nivel ecosistémico

Siendo conscientes de las limitaciones del estudio, en este apartado se pretende relacionar lo observado durante el experimento con lo que puede estar sucediendo a mayor escala en la laguna de Carralagroño.

La laguna viene recibiendo desde hace unos años grandes cantidades de nutrientes procedentes de los fertilizantes de los viñedos que se sitúan en su cuenca. La superficie cultivada ha ido aumentando progresivamente. Al tratarse de una cuenca endorreica, todo lo que llega por escorrentía a la laguna se queda en ella y debe integrarse en sus ciclos biogeoquímicos.

A la vista de los resultados obtenidos, las consecuencias derivadas de la entrada de nutrientes a la Laguna de Carralagroño serían muy diferentes en presencia y en ausencia de macrófitos. En general, los macrófitos constituyen un mecanismo de retención del sedimento en lagos someros, evitando la resuspensión y la erosión, y jugando un papel crucial en la regulación de la calidad del agua. Además, inhiben el crecimiento del fitoplancton por características como: servir de refugio para el zooplancton, liberar sustancias alelopáticas o reciclar nutrientes (Scheffer *et al.*, 1993). En ausencia de macrófitos, los sistemas someros suelen estar dominados por la resuspensión del sedimento inducida por el viento o por otros factores, aumentando así la carga interna de nutrientes y la biomasa fitoplanctónica en el agua (Dillon *et al.*, 1990, Maceina y Soballe, 1990, Hellström, 1991, Sondergaard *et al.*, 1992). La presencia de macrófitos en estos sistemas se asocia a situaciones de aguas claras y de baja biomasa de fitoplancton (Hosper, 1989, Dieter, 1990, Scheffer, 1990).

La presencia de macrófitos en la laguna de Carralagroño, cuya producción genera valores elevados de pH, unida a las elevadas concentraciones iónicas, tiene como consecuencia la retirada de fósforo del sistema a través de mecanismos de precipitación. Si toda la laguna estuviera cubierta de macrófitos, sólo aportes de concentraciones enormes, o muy prolongados en el tiempo, llegarían a saturar el sistema. Así, el fitoplancton sólo podría acceder al fósforo inorgánico en los períodos de descomposición de los macrófitos o en primavera, antes de que éstos comiencen a brotar.

Si se producen entradas de concentraciones elevadas de nitrógeno en el sistema, los nitratos no llegan a consumirse, quedando disueltos en el agua, y perjudicando a los macrófitos por un posible efecto de toxicidad. En esta situación, son las algas las que

parecen salir indirectamente beneficiadas, asimilando el amonio que resulta excesivo para los macrófitos y potenciándose así su crecimiento. De este modo, la entrada de luz necesaria para la actividad fotosintética de los macrófitos puede verse dificultada debido a la turbidez, lo cual puede desembocar en la sustitución de los macrófitos por las algas, induciéndose una fase turbia. Además, es probable que a largo plazo tengan lugar procesos de descomposición de las algas que generen gasto de O_2 y problemas de supervivencia para los heterótrofos aerobios, como el zooplancton o el zoobentos. De hecho, en el período que dura el experimento, se observan diferencias significativas en las poblaciones de zooplancton asociadas a las entradas de nitrógeno, así como un retroceso de la cobertura de macrófitos y una mayor presencia de las formaciones algales.

Cuando entran fosfatos, la mayor parte del fósforo precipita, y los macrófitos lo obtienen tanto directamente como a través de la liberación mayoritariamente bacteriana de fósforo inorgánico que tiene lugar en el sedimento. En esta situación, el fósforo pasa a ser limitante para el fitoplancton, que en principio debería tener dificultades para desarrollarse.

En ausencia de macrófitos, la precipitación del fósforo es mucho menor y las algas utilizan los nutrientes para crecer y formar poblaciones que pueden llegar a enturbiar el agua e incluso a constituir capas densas que impiden el crecimiento de los macrófitos convirtiendo la laguna en una “sopa verde”.

La entrada combinada de ambos nutrientes supone una actividad aún mayor del fitoplancton, sobre todo en ausencia de plantas, y una relación N/P de nuevo demasiado alta. Cuando el sedimento está cubierto de *Ruppia*, ésta accede, gracias a la actividad bacteriana, al fosfato que precipita en el sedimento, y de este modo posee una fuente de nutrientes que las algas no tienen, y por eso se siguen desarrollando a pesar del incremento de biomasa fitoplanctónica. Aún así, es posible que los macrófitos acaben por verse privados de luz debido al desarrollo de las algas. La entrada de fósforo, en ausencia de macrófitos, hace disminuir el cociente N/P. Esto tiene efectos en el aumento de producción primaria de fitoplancton, que toma los fosfatos que quedan disueltos en la columna. El desarrollo acusado de las algas puede impedir el crecimiento de los macrófitos.

Se puede considerar que un aporte continuado de nutrientes a la laguna, que supere los umbrales empleados en este experimento, llevaría hacia la desaparición de los macrófitos y de su capacidad tamponadora del exceso de nutrientes, y a la consecuente superpoblación de fitoplancton y eutrofización. De hecho, ya empiezan a manifestarse,

sobre todo sobre la cobertura de macrófitos, que está disminuyendo en la laguna, efectos negativos de estas entradas de nutrientes.

6.5.Conclusiones

- En la laguna de Carralagroño, en presencia de macrófitos, el fósforo inorgánico precipita mayoritariamente, quedando fuera del alcance del fitoplancton. El buen estado de la población de *Ruppia drepanensis* de la laguna, y de los macrófitos acuáticos en general, supone, por tanto, un mecanismo de control de los procesos de eutrofización.
- El incremento de concentración de nitrógeno inorgánico en el agua perjudica a los macrófitos debido a un posible efecto directo de toxicidad y a uno indirecto de incremento de la producción primaria fitoplanctónica.
- Ni el fósforo ni el nitrógeno limitan ni la biomasa ni la producción primaria de los macrófitos en la laguna, al menos con las concentraciones y los períodos de tiempo empleados. Respecto al fitoplancton, su biomasa y su actividad fotosintética se ven limitadas por la biodisponibilidad de fósforo. En ausencia de macrófitos y de su capacidad de tamponamiento, el fitoplancton se desarrolla sólo si tiene también nitrógeno disponible que asimilar.
- La producción primaria del fitobentos es mayor en ausencia de macrófitos, con mayor disponibilidad de luz y menor concentración de precipitados de fósforo en el sedimento.
- La variación de la composición de la comunidad zooplanctónica en los mesocosmos se asocia principalmente a las adiciones de nitrógeno y a la presencia de macrófitos. Las adiciones de fósforo, probablemente en relación con la mayor biomasa de productores primarios, favorecen la abundancia total de zoobentos, debido a la mayor disponibilidad de refugio y de fuente de alimento. La subfamilia *Chironominae* abunda a concentraciones elevadas de nutrientes.
- Las bacterias del plancton son más abundantes en presencia de macrófitos, ya que les beneficia disponer de una mayor diversidad de sustratos de los que obtener materia y energía.
- Según los datos disponibles, en la laguna de Carralagroño se produce una respuesta de “bloqueo” de los aportes de nutrientes que soporta del entorno agrícola, si bien podrían estar empezando a manifestarse algunos síntomas de alteración importante, similares a los que se observan en los mesocosmos.

7. INTERCAMBIO DE NUTRIENTES SEDIMENTO-AGUA

7.1. Introducción

Los intercambios que se producen en la interfase agua sedimento son fundamentales en los ciclos biogeoquímicos de los sistemas acuáticos, ejerciendo un papel esencial en la regulación del contenido de nutrientes en el agua. El sedimento de cualquier ecosistema posee un gran valor como testigo de sus características físico-químicas y de su diversidad biológica, permitiendo una gran resiliencia frente a determinadas perturbaciones.

Las entradas de agua subterránea en las lagunas pueden provocar movimientos del agua y de los solutos hacia el interior de las cubetas (Álvarez-Cobelas, 2006). Puesto que en este caso los aportes subterráneos constituyen una de las principales entradas de agua, esto puede llegar a ser muy importante en la laguna de Carralagroño. Estas descargas pueden afectar a la hidroquímica de sus aguas y, por supuesto, a la estructura y dinámica de sus comunidades biológicas (Golterman, 1975). Los solutos transportados por el agua subterránea pueden incrementar o disminuir la actividad biológica, proporcionando las aguas subterráneas por sí mismas un ambiente adecuado cuando el agua superficial es escasa (Álvarez-Cobelas, 2006).

Las interacciones entre agua subterránea y superficial en los sistemas acuáticos son muy complejas, dando lugar a diferentes patrones de transporte de agua y solutos en uno u otro sentido, que afectan a la renovación de agua y al intercambio de materiales. Estos procesos se han documentado ampliamente en diversos tipos de ambientes, como por ejemplo en EEUU (Winter, 1999), pero no en España. Es necesario comprender los efectos de la topografía, la geología y el clima sobre las aguas subterráneas para conocer las interacciones existentes entre las aguas subterráneas y las superficiales (Winter, 1999). La premisa general respecto a la relación entre los sistemas acuáticos continentales y las aguas subterráneas consiste en que la química del agua de las lagunas refleja la magnitud y las características químicas de las descargas de agua subterránea que en ellas tienen lugar, aunque el estudio de la geología y el clima permite entender mejor los procesos hidrológicos que definen el funcionamiento y las características de dichas lagunas (Winter, 1999).

La interacción agua-sedimento juega un papel fundamental en la dinámica de los nutrientes en los lagos someros (De Vicente *et al.*, 2006). En la laguna Nueva (Almería, España), la gruesa granulometría de su sedimento, así como la presencia de macrófitos, limitan las tasas de intercambio de nutrientes, que se ven a su vez controladas por procesos químicos como la coprecipitación de fósforo con CaCO_3 , favorecida por elevadas concentraciones de Ca^{2+} en el agua. Así, una importante proporción de los nutrientes se encuentra en forma particulada.

Además de conocer el papel de las comunidades en los procesos que tienen lugar en la laguna, y las consecuencias derivadas de ellos en el ecosistema a raíz de la adición de pulsos de nutrientes, asunto abordado en el capítulo 6, se consideró interesante comprobar, de manera complementaria, los intercambios que tienen lugar en la interfase agua-sedimento. Para ello, se sustituyó el agua de la laguna, en el interior de una serie de mesocosmos, por agua mineral salinizada pero sin nutrientes. Posteriormente, se fueron añadiendo progresivamente pulsos controlados de nutrientes. El objetivo era estudiar las variaciones de nutrientes en el agua, debidas a las adiciones y/o a la movilización de éstos desde el sedimento, el papel de los macrófitos y de la posible recolonización del fitoplancton, y los efectos que las adiciones de nutrientes tienen en la laguna en estas circunstancias forzadas que podrían imitar una alteración antrópica.

7.2. Metodología

Se diseñó un bioensayo paralelo al descrito en el capítulo 6. Ambos experimentos se realizaron simultáneamente en el tiempo y muy próximos en el espacio. En este caso se instalaron doce mesocosmos, siguiendo la misma técnica descrita en el apartado 6.2.

El agua inicial de la laguna que contenían los mesocosmos se vació, sustituyéndola por agua de mineralización débil a la que se añadió NaCl y MgSO_4 en la cantidad necesaria (5,85g/l y 19,7g/l, respectivamente) para lograr una concentración final de 100mM y 80mM, respectivamente (figura 7.1), similares a las de las aguas de la laguna en el momento del bioensayo.



Figura 7.1. A) Aspecto de uno de los mesocosmos tras haber sido vaciado. B) Rellenado de los mesocosmos con agua mineral salinizada.

Se aplicaron dos tratamientos diferentes: Nitrógeno+Fósforo (N+P) y Control (C), al que no se añadió ningún compuesto. Las cantidades de nutrientes inoculadas en cada pulso se detallan en la tabla 7.1. Cada uno de los tratamientos se realizó en mesocosmos situados sobre sedimento con presencia (+) y ausencia (-) de macrófitos (*Ruppia drepanensis*). De cada tratamiento en cada situación se hicieron tres réplicas, es decir, tres mesocosmos. Además se incluyó una cuarta réplica para tener bien una fuente de agua disponible en caso de que fuera necesario rellenar las otras, o bien un mesocosmos extra a utilizar en caso de accidente con alguno de los otros. Todos los mesocosmos se

colocaron próximos entre sí, de modo que no hubiera duda de la homogeneidad de condiciones.

Tabla 7.1. Tratamientos realizados a los mesocosmos. Las cantidades corresponden a cada pulso de nutrientes.

Tratamiento	Control (C)	Nitrógeno y Fósforo (NP)
Nutriente añadido	-	10ml de NO_3NH_4 52g/l + 10ml de NaH_2PO_4 1,7288g/l
Concentración final	-	500µM de N (7000µg/l de N en forma NO_3 y 7000µg/l de N en forma NH_4)+5µM de P (155µg/l de P)

Se realizaron cuatro adiciones de nutrientes (fertilizaciones) a lo largo de un período de 32 días. Se tomaron muestras de agua del interior de los mesocosmos antes (t1, t3, t4 y t5) y después (t1', t3', t4', t5') de cada fertilización (tabla 7.2.). La primera muestra (t1) se recogió para conocer las condiciones de partida. Las demás muestras previas a fertilizar se tomaron con la idea de conocer la reacción y los cambios que sufre el agua de la laguna unos días después de haber recibido la entrada de nutrientes. Con las muestras tomadas tras las entradas de nutrientes se pretendía saber cómo quedaba el agua en el primer momento tras fertilizar. Además, entre las dos primeras fertilizaciones, aunque se dejó un período de tiempo de 10 días, se tomó una muestra a los 4 días de la primera fertilización (t2), para conocer con más detalle la evolución de la laguna en ese primer período. Además se tomó una muestra de las condiciones finales una semana después de la última fertilización (t6).

Tabla 7.2. Calendario del bioensayo

10-may	11	12	13	14	15	16
				t1: montaje y fertilizar	t1'	
17	18	19	20	21	22	23
		t2				
24	25	26	27	28	29	30
	t3 fertilizar		t3'			
31	01-jun	2	3	4	5	6
	t4 fertilizar		t4'			
7	8	9	10	11	12	13
	t5 fertilizar	t5'				
14	15	16	17	18	19	20
	t6					

La cuarta réplica de cada tratamiento en cada situación se utilizó para añadir agua a los mesocosmos de las otras tres réplicas tras las campañas t1', t3', t4' y t5', posteriores a

las fertilizaciones, ya que se observó una disminución de profundidad respecto a la laguna debido a la evaporación y a la detracción de volumen efectuada con la propia toma de muestras.

En los períodos entre muestreos, para evitar la entrada del agua de las precipitaciones, se mantuvieron tapados los mesocosmos con film transparente, al que se practicaron pequeños orificios para hacer posible el intercambio gaseoso. Las variables de las que se hizo seguimiento fueron todas las fisicoquímicas del agua (T , pH , CE , OD , P_{RS} , P_T , NO_3^- , NH_4^+ , NO_2 y N_T) y del sedimento (P_T y N_T), así como la concentración de clorofila a de ambos. También se segaron los macrófitos para obtener el peso seco final, y se midió la actividad fosfatasa alcalina en las campañas previas a las fertilizaciones. Para todos los análisis se emplearon los métodos descritos en el apartado 6.2.

Además, en cada campaña se procedía a la retirada de brotes de macrófitos de los mesocosmos sobre suelo desnudo. Por último, se llevaba a cabo la observación y anotación de posibles cambios en la coloración o aspecto del agua de los tubos, así como aparición de masas de algas o de macrófitos.

Para los análisis estadísticos se empleó el programa SPSS 17.0 para Windows. Se realizó un ANOVA de medidas repetidas para cada uno de los parámetros estudiados. Para ello se definieron diez niveles intra-sujetos (factor intra-sujetos="tiempo") para las variables que se midieron durante todos los muestreos del experimento, y seis niveles para las que se midieron sólo antes de las fertilizaciones. Los factores inter-sujetos estudiados fueron "tratamiento" y "macrófitos". Para comprobar si los residuos estandarizados de cada variable seguían una distribución normal se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov. También se comprobó la hipótesis de homogeneidad de varianzas de los grupos.

Para estudiar los parámetros que se midieron sólo al final del experimento se realizó un análisis de la varianza de dos factores, y respecto a la variable p.s. (peso seco final de macrófitos) sólo se evaluó el efecto sobre ella de los diferentes tratamientos en los mesocosmos que contenían macrófitos.

Respecto a las variables testadas que dieron un resultado significativo para el factor tratamiento, se aplicaron los test a posteriori de Tukey y Bonferroni para determinar las diferencias entre grupos.

7.3.Resultados

Según los resultados del ANOVA de medidas repetidas, todas las variables medidas en el agua de los mesocosmos de las que se hizo un seguimiento durante todo el experimento mostraron cambios o tendencias significativas ($p < 0,05$) dependientes del tiempo, independientemente de los factores inter-sujetos estudiados. Los tratamientos de fertilización aplicados, tanto si se introdujo el factor tiempo como si no, ejercieron una influencia significativa ($p < 0,05$) sobre las concentraciones de todos los compuestos del Nitrógeno, la de Clorofila *a* (Chla) y el Oxígeno Disuelto (OD). En el caso del Fósforo total (P_T), sólo fue significativa ($p < 0,05$) la adición de nutrientes como factor inter-sujetos independiente del tiempo. La presencia o ausencia de macrófitos condicionó significativamente ($p < 0,05$) los valores de todas las variables excepto P_T , actividad fosfatasa alcalina (APA) y Temperatura, y su interacción con el tiempo influyó significativamente ($p < 0,05$) sobre las variables Fósforo reactivo soluble (P_{RS}), OD, pH, y Conductividad Eléctrica (CE). Las variaciones de OD y pH fueron las únicas que parecieron verse significativamente influidas ($p < 0,05$) por la interacción entre los factores tiempo*macrófitos*tratamiento. La interacción entre los dos factores inter-sujetos (macrófitos*tratamiento) también afectó significativamente ($p < 0,05$) a ambas variables, así como a todos los compuestos del Nitrógeno y a la concentración de Clorofila *a*. Todos los resultados mencionados se resumen en la tabla 7.3.

Tabla 7.3. Resultados de los ANOVAS de medidas repetidas realizados para las variables fisicoquímicas y la clorofila *a* medidas en el agua de los mesocosmos. Se han sombreado en gris las casillas correspondientes a los factores cuya influencia sobre las variables resultó significativa ($p < 0,05$).

Factores	T	CE	pH	OD	Prs	Pt	APA	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	NO ₂	Nt	Chla
Tiempo (intrasujetos)												
Tiempo*Macrófitos (intrasujetos)												
Tiempo*Tratamiento (intrasujetos)												
Tiempo*Macrófitos*Tratamiento (intrasujetos)												
Macrófitos (intersujetos)												
Tratamiento (intersujetos)												
Macrófitos*Tratamiento (intersujetos)												

Respecto a las variables medidas al final del experimento, relacionadas con el sedimento y con los macrófitos, sólo hubo una, la concentración de Fósforo total del sedimento (P_{Tsed}), que no se vio significativamente influida por ninguno de los factores inter-sujetos. Tanto la concentración de Nitrógeno total en el sedimento (N_{Tsed}), como la de Clorofila *a* (Chl_{sed}), como la biomasa de macrófitos (p.s.), vieron condicionados significativamente ($p < 0,05$) sus valores por las adiciones de nutrientes. Respecto a la presencia de macrófitos, afectó significativamente ($p < 0,05$) al comportamiento de la variable Chl_{sed} , y no llegó a ser significativa la influencia ($p = 0,087$) sobre la concentración de N_{Tsed} (tabla 7.4).

Tabla 7.4. Resultados de los análisis de la varianza de dos factores realizados para el P_t , el N_t y la clorofila *a* del sedimento, así como para la biomasa de macrófitos, todas ellas variables medidas en los mesocosmos al final del bioensayo. Se han sombreado en gris las casillas correspondientes a los factores cuya influencia sobre las variables resultó significativa ($p < 0,05$).

Factores	P_{Tsed}	N_{Tsed}	Chl_{sed}	p.s.
Tratamiento				
Macrófitos				
Macrófitos*Tratamiento				

A continuación se explican detalladamente estos resultados estadísticos, especificando en qué sentido se produce la influencia de cada uno de los factores sobre las variables.

La **conductividad eléctrica** (CE) en el agua mineral con la que se rellenaron los mesocosmos experimentó un incremento brusco inicial tras la primera fertilización (figura 7.2). A partir de ese momento, los valores alcanzados aproximadamente se mantuvieron a lo largo del experimento, aunque con un ligero ascenso. Lo que permaneció invariable hasta el final del experimento fue el orden en los valores de conductividad de los distintos tratamientos. Siempre se situaron los valores de los mesocosmos por encima de los de la laguna, y, dentro de éstos, alcanzaron valores significativamente mayores ($p < 0,05$) los mesocosmos con presencia de macrófitos, aunque esas diferencias variaron significativamente a lo largo del tiempo ($p < 0,05$). El factor tratamiento no resultó ser estadísticamente significativo.

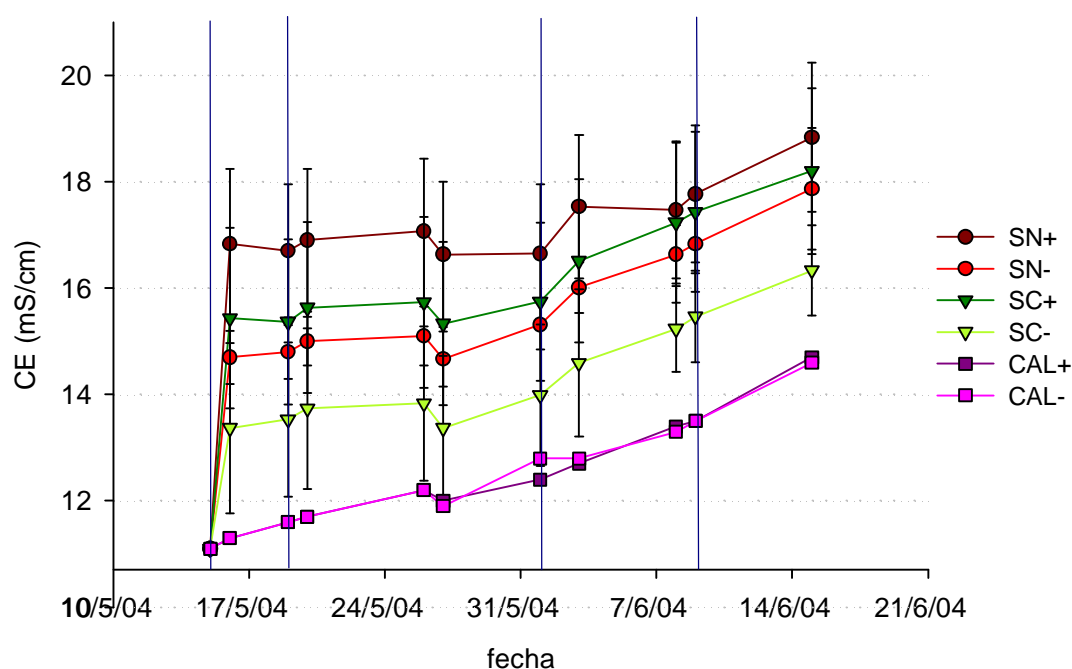


Figura 7.2. Evolución temporal de los valores medios de conductividad eléctrica y sus desviaciones estándar en los distintos mesocosmos y en la laguna. SN son los mesocosmos a los que se añadieron nutrientes, SC los mesocosmos control, y + y - representan la presencia y la ausencia de macrófitos, respectivamente. CAL+ son los resultados registrados en el agua de la laguna fuera de los mesocosmos en presencia de macrófitos y CAL- en ausencia de los mismos. Las líneas verticales azules representan las adiciones de nutrientes.

El **pH** inicial del agua mineral tratada se situó muy por debajo (3 puntos) del de la laguna (figura 7.3). El pH de los mesocosmos con macrófitos alcanzó valores similares a los de la laguna unos días después de la primera fertilización, el 19-5-04, mientras en los mesocosmos sin *Ruppia*, el pH ascendió más despacio, alcanzando valores dentro del rango de los de la laguna a partir del 26-5-04, antes de la segunda fertilización. En este segundo grupo (mesocosmos sobre suelo desnudo), los mesocosmos tratados con nutrientes presentaron valores de pH ligeramente superiores a los de los mesocosmos control, sobre todo al final del experimento, momento en que sufrieron un incremento que situó su pH por encima del de la laguna sin macrófitos, y próximo al de los mesocosmos control con macrófitos y al de la laguna con macrófitos. Los mesocosmos con macrófitos alcanzaron en seguida los valores de pH de la laguna con macrófitos, y en principio las entradas de nutrientes no parecieron suponer una diferencia, hasta después de la segunda fertilización, a partir de la cual los valores de pH de los mesocosmos bajaron y se situaron ya durante el resto del experimento por debajo de los de los controles y de los de la laguna con macrófitos, llegando a ser superados al final por los mesocosmos fertilizados y sin macrófitos.

Como resumen, se podría decir que:

- Inicialmente, la presencia de macrófitos en el agua artificial fue determinante para que los valores de pH del agua de los mesocosmos ascendieran aproximándose más rápidamente a los de la laguna. Dicho factor provocó niveles de pH estadísticamente mayores ($p < 0,05$), aunque las diferencias debidas a él fueron disminuyendo a medida que transcurrió el experimento (figura 7.4).
- Las fertilizaciones, en interacción con el factor macrófitos, provocaron un incremento de pH en ausencia de macrófitos y un descenso en presencia de los mismos ($p < 0,05$).

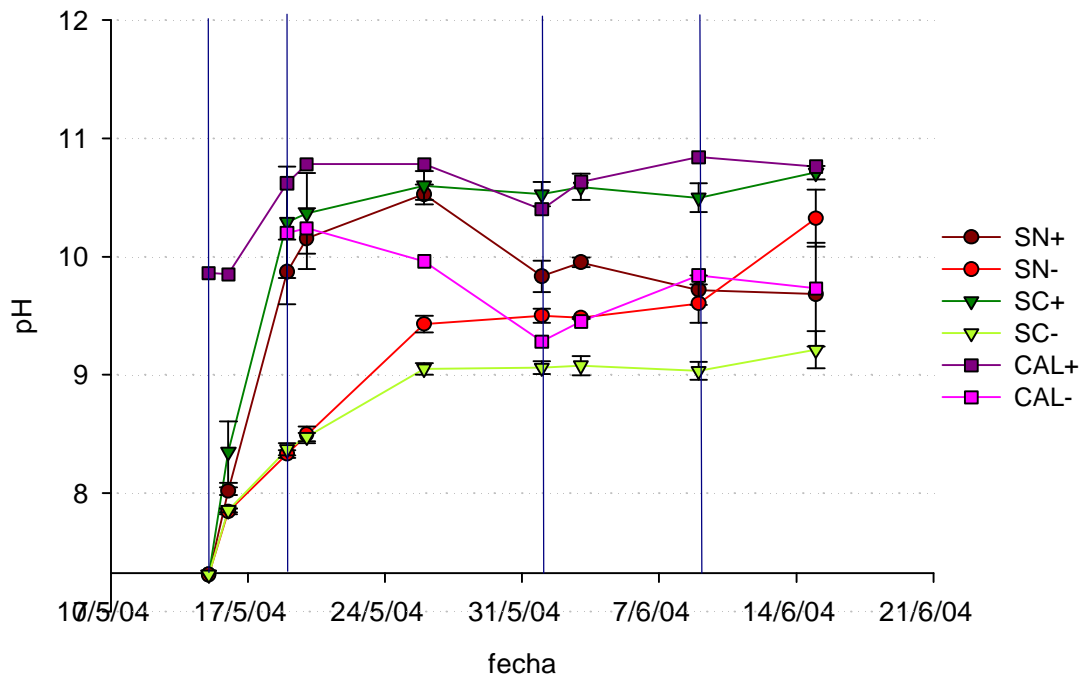


Figura 7.3. . Evolución temporal de los valores medios de pH y sus desviaciones estándar en los distintos mesocosmos y en la laguna. SN son los mesocosmos a los que se añadieron nutrientes, SC los mesocosmos control, y + y - representan la presencia y la ausencia de macrófitos, respectivamente. CAL+ son los resultados registrados en el agua de la laguna fuera de los mesocosmos en presencia de macrófitos y CAL- en ausencia de los mismos. Las líneas verticales azules representan las adiciones de nutrientes.

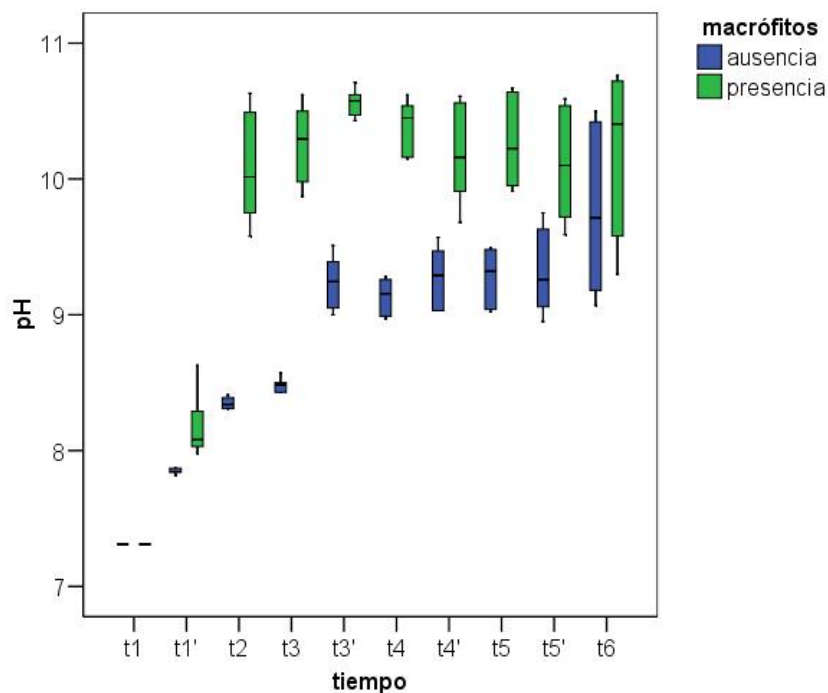


Figura 7.4. Diagrama de cajas y bigotes: Valor de pH en el agua de los mesocosmos en función de los factores tiempo*macrófitos. El transcurso del tiempo se refleja en el eje de abscisas y la ausencia y presencia de macrófitos con los colores azul y verde, respectivamente.

El **porcentaje de saturación de oxígeno** de los mesocosmos con macrófitos fue inicialmente mayor que el que se midió en ausencia de los mismos (figura 7.5). A partir de la segunda fertilización, los mesocosmos fertilizados y sin *Ruppia* presentaron ya valores similares a los de los que tenían *Ruppia*. Además, a partir de la tercera fertilización, la concentración de oxígeno sufrió un importante descenso en los mesocosmos fertilizados con *Ruppia*, cuyos valores se situaron entre los más bajos del experimento.

Individualmente, todos los factores resultaron ser estadísticamente significativos ($p < 0,05$) respecto a las variaciones de oxígeno medido en dos momentos del día, durante las diez fechas de muestreo del experimento. También hubo varias interacciones de dos y tres factores que afectaron significativamente ($p < 0,05$) a dicha variable (macrófitos * fecha; macrófitos * hora solar; tratamiento * fecha; tratamiento * macrófitos * fecha y macrófitos * hora solar * fecha). De todas ellas, a la hora de evaluar las diferencias en cuanto a concentración de oxígeno que pudo haber a lo largo del día, las más interesantes fueron las que incluyeron al factor hora solar. Éstas revelaron un mayor incremento de oxígeno a lo largo del día en presencia de macrófitos, así como una tendencia a reducirse estas diferencias a medida que avanzó el experimento (figura 7.6).

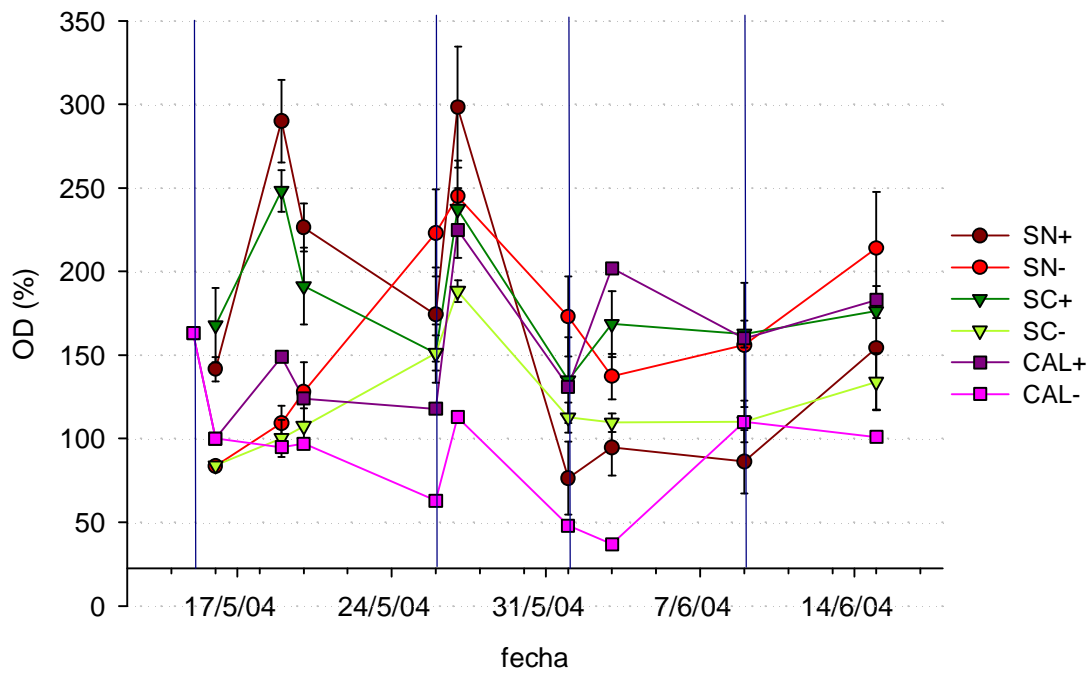


Figura 7.5. Evolución temporal de los valores medios de porcentaje de saturación oxígeno y sus desviaciones estándar en los distintos mesocosmos y en la laguna. SN son los mesocosmos a los que se añadieron nutrientes, SC los mesocosmos control, y + y - representan la presencia y la ausencia de macrófitos, respectivamente. CAL+ son los resultados registrados en el agua de la laguna fuera de los mesocosmos en presencia de macrófitos y CAL- en ausencia de los mismos. Las líneas verticales azules representan las adiciones de nutrientes.

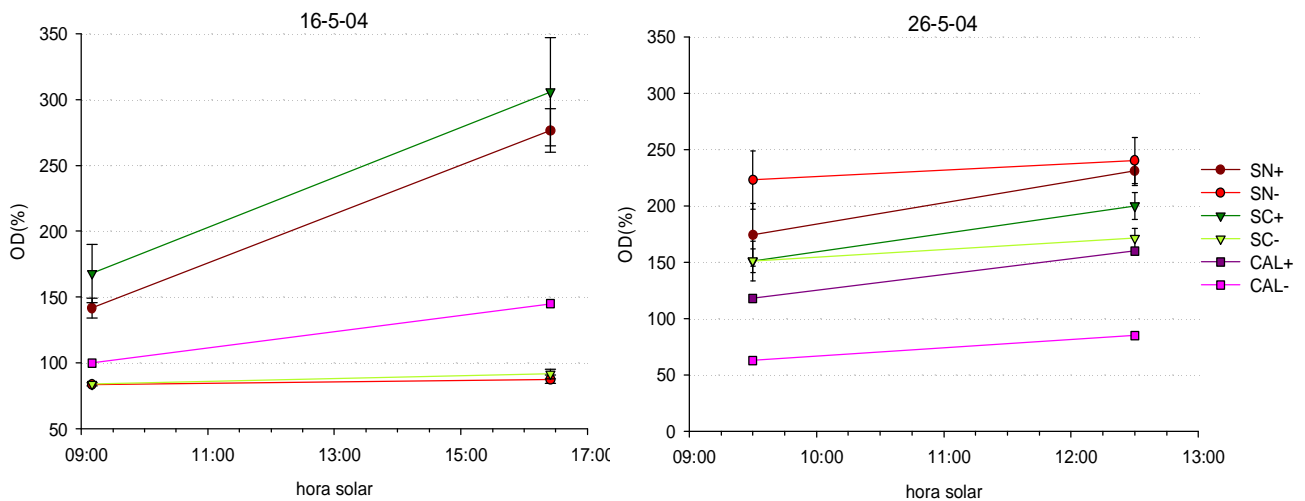


Figura 7.6. Evolución diaria de los valores medios de porcentaje de saturación de oxígeno disuelto en los distintos mesocosmos y en la laguna en dos momentos del experimento. SN son los mesocosmos a los que se añadieron nutrientes, SC los mesocosmos control, y + y - representan la presencia y la ausencia de macrófitos, respectivamente. CAL+ son los resultados registrados en el agua de la laguna fuera de los mesocosmos en presencia de macrófitos y CAL- en ausencia de los mismos.

En todos los mesocosmos en los que se inocularon nutrientes se produjeron incrementos de **fósforo reactivo soluble** (P_{RS}) posteriores a dichas fertilizaciones (figura 7.7). En presencia de macrófitos, estos picos se recuperaron posteriormente, aunque no totalmente, sino que el nivel “basal” de concentración de P_{RS} fue cada vez más alto. En ausencia de macrófitos, estos picos sólo tuvieron lugar tras las dos primeras entradas de nutrientes. Posteriormente, el P_{RS} que entró a través de las fertilizaciones fue totalmente retirado del agua de manera inmediata. La concentración de fósforo reactivo también aumentó progresivamente en los mesocosmos control con macrófitos, aunque obviamente sin que se observaran picos debidos a las adiciones, alcanzando al final del experimento valores similares a los de los mesocosmos que recibieron nutrientes en presencia de macrófitos. Estadísticamente, tanto la presencia de nutrientes como la de macrófitos resultaron ser significativas ($p < 0,05$). Se detectaron también diferencias significativas debidas a la interacción entre los factores macrófitos y tratamiento ($p < 0,05$), aunque el efecto de la presencia de macrófitos dejó de ser significativo en la segunda mitad del experimento.

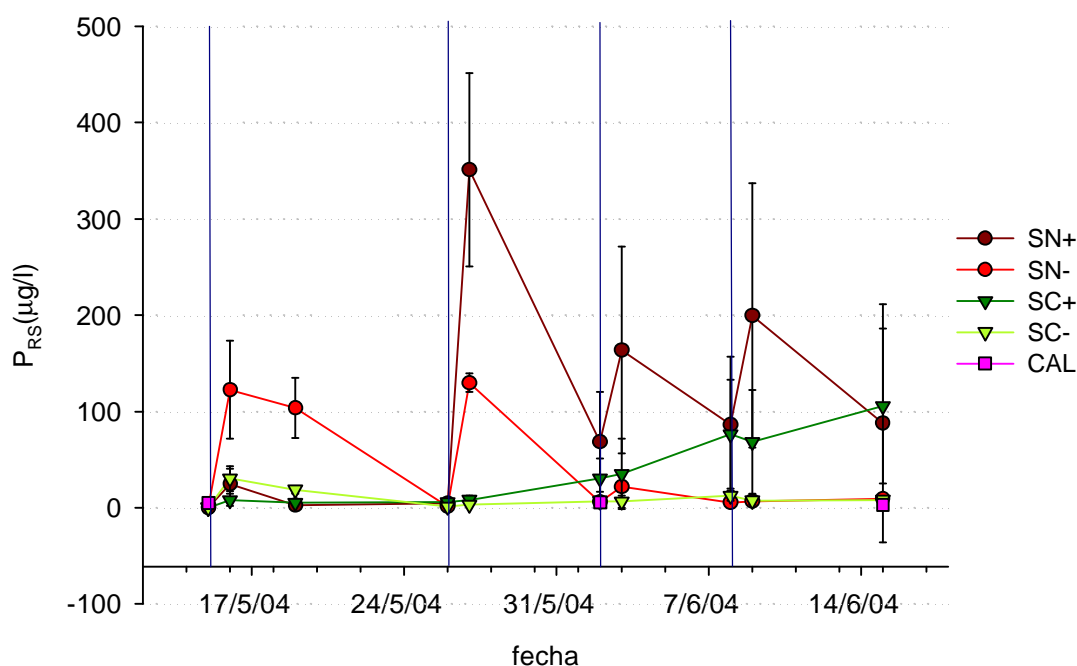


Figura 7.7. Evolución temporal de los valores medios de fósforo reactivo soluble y sus desviaciones estándar en los distintos mesocosmos y en la laguna. SN son los mesocosmos a los que se añadieron nutrientes, SC los mesocosmos control, y + y – representan la presencia y la ausencia de macrófitos, respectivamente. CAL son los resultados registrados en el agua de la laguna fuera de los mesocosmos. Las líneas verticales azules representan las adiciones de nutrientes.

Respecto a las concentraciones de **fósforo total** (P_t), se produjo un incremento gradual de las mismas en los mesocosmos a lo largo del bioensayo. Éste fue más acusado en los mesocosmos que fueron fertilizados ($p < 0,05$), y dentro de ellos, aparentemente, en los que contenían macrófitos. Se observaron valores muy por encima de las concentraciones de fósforo reactivo, sobre todo en los mesocosmos SN- (figura 7.8).

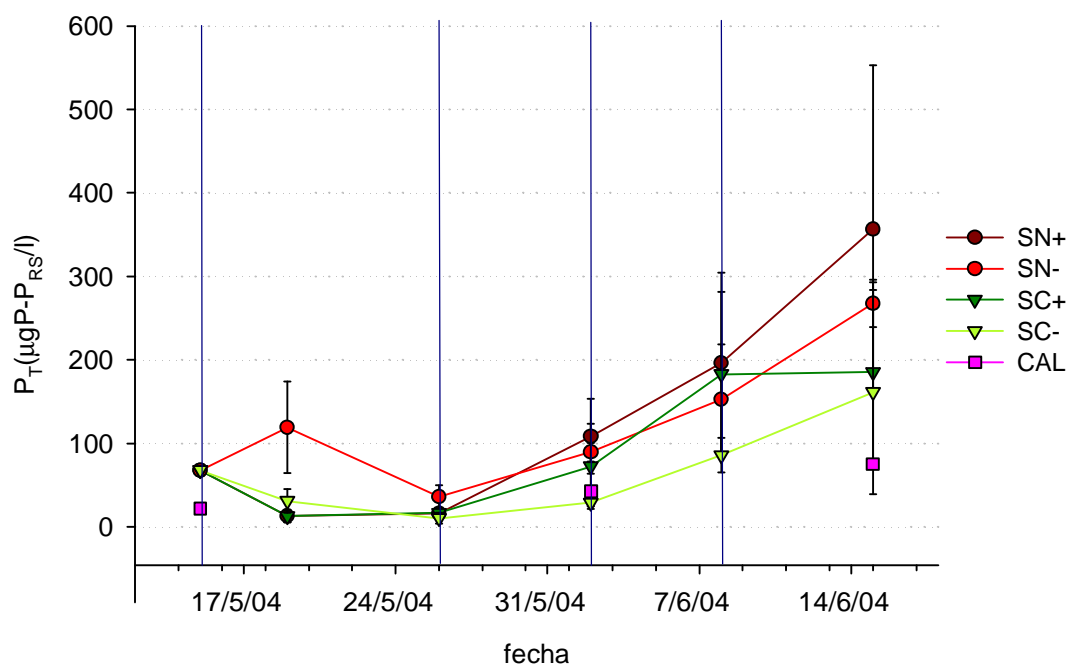


Figura 7.8. Evolución temporal de los valores medios de fósforo total y sus desviaciones estándar en los distintos mesocosmos y en la laguna. SN son los mesocosmos a los que se añadieron nutrientes, SC los mesocosmos control, y + y - representan la presencia y la ausencia de macrófitos, respectivamente. CAL son los resultados registrados en el agua de la laguna fuera de los mesocosmos. Las líneas verticales azules representan las adiciones de nutrientes.

La concentración de **fósforo total en el sedimento** (P_{Tsed}) en los mesocosmos no experimentó variaciones significativas motivadas por los factores estudiados, y ocurrió lo mismo con la **Actividad Fosfatasa Alcalina** (APA).

La concentración de **nitratos** (NO_3^-) se incrementó en los mesocosmos SN+ y SN- tras cada fertilización (figura 7.9). Posteriormente se produjeron recuperaciones, aunque leves, y en menor medida en los mesocosmos sin macrófitos. De este modo, tuvo lugar un incremento global muy marcado de concentración de NO_3 a lo largo del experimento en los mesocosmos fertilizados, si bien al final pareció iniciarse una estabilización de estos valores (figuras 7.9 y 7.10.A). Tanto ambos factores (tratamiento y macrófitos) como su interacción resultaron ser significativos ($p < 0,05$), pero las diferencias debidas al tratamiento aplicado fueron mucho más acusadas (figura 7.10.B).

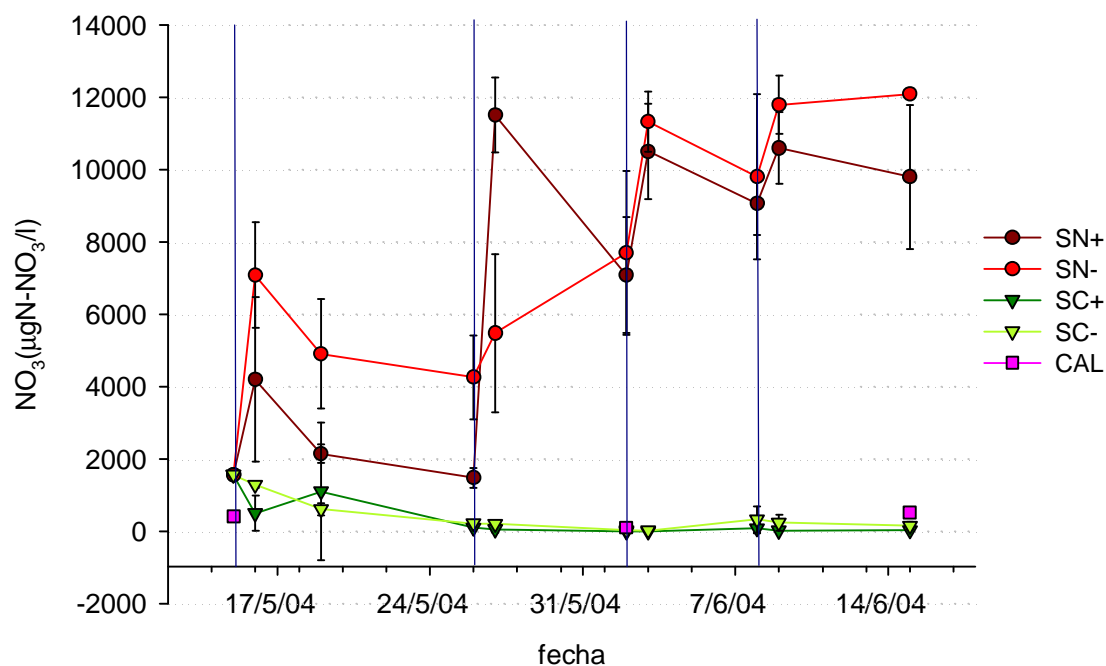


Figura 7.9. Evolución temporal de los valores medios de nitratos y sus desviaciones estándar en los distintos mesocosmos y en la laguna. SN son los mesocosmos a los que se añadieron nutrientes, SC los mesocosmos control, y + y - representan la presencia y la ausencia de macrófitos, respectivamente. CAL son los resultados registrados en el agua de la laguna fuera de los mesocosmos. Las líneas verticales azules representan las adiciones de nutrientes.

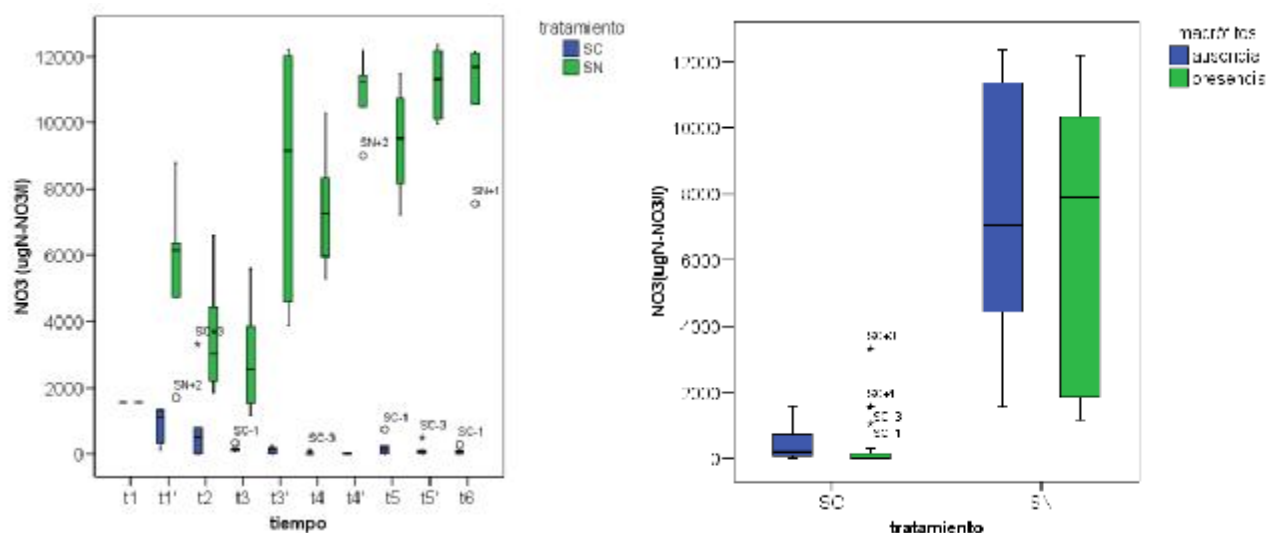


Figura 7.10. A) Diagrama de cajas: Valor de NO_3^- en el agua de los mesocosmos en función de los factores tiempo*tratamiento. El transcurso del tiempo se refleja en el eje de abscisas y el tratamiento aplicado con los colores. El azul representa el control (SC) y el verde representa las adiciones de nutrientes (SN), respectivamente. B) Diagrama de cajas: Valor de NO_3^- en el agua de los mesocosmos en función de los factores tratamiento*macrófitos. El tratamiento se refleja en el eje de abscisas y la ausencia y presencia de macrófitos con los colores azul y verde, respectivamente.

También se produjeron incrementos de concentración de **amonio** (NH_4^+) como consecuencia de las fertilizaciones, pero en este caso las recuperaciones posteriores fueron más claras, tanto en presencia como en ausencia de macrófitos (figura 7.11.). Al igual que sucedía con los nitratos, tanto ambos factores (tratamiento y macrófitos) como su interacción resultaron ser significativos ($p < 0,05$), pero las diferencias debidas al tratamiento aplicado fueron mucho más acusadas

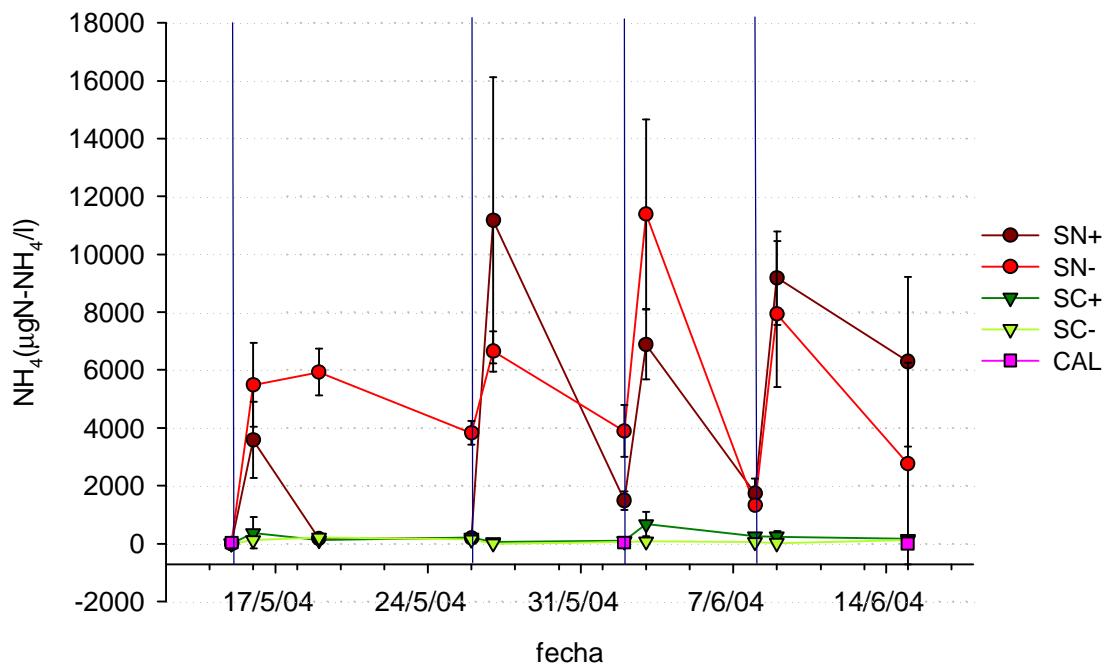


Figura 7.11. Evolución temporal de los valores medios de amonio y sus desviaciones estándar en los distintos mesocosmos y en la laguna. SN son los mesocosmos a los que se añadieron nutrientes, SC los mesocosmos control, y + y - representan la presencia y la ausencia de macrófitos, respectivamente. CAL+ son los resultados registrados en el agua de la laguna fuera de los mesocosmos en presencia de macrófitos y CAL- en ausencia de los mismos. Las líneas verticales azules representan las adiciones de nutrientes.

Igualmente se produjo un aumento gradual de la concentración de **nitritos** (NO_2) (figura 7.12). Los factores significativos ($p < 0,05$) fueron los mismos que en las dos variables anteriores (figura 7.13).

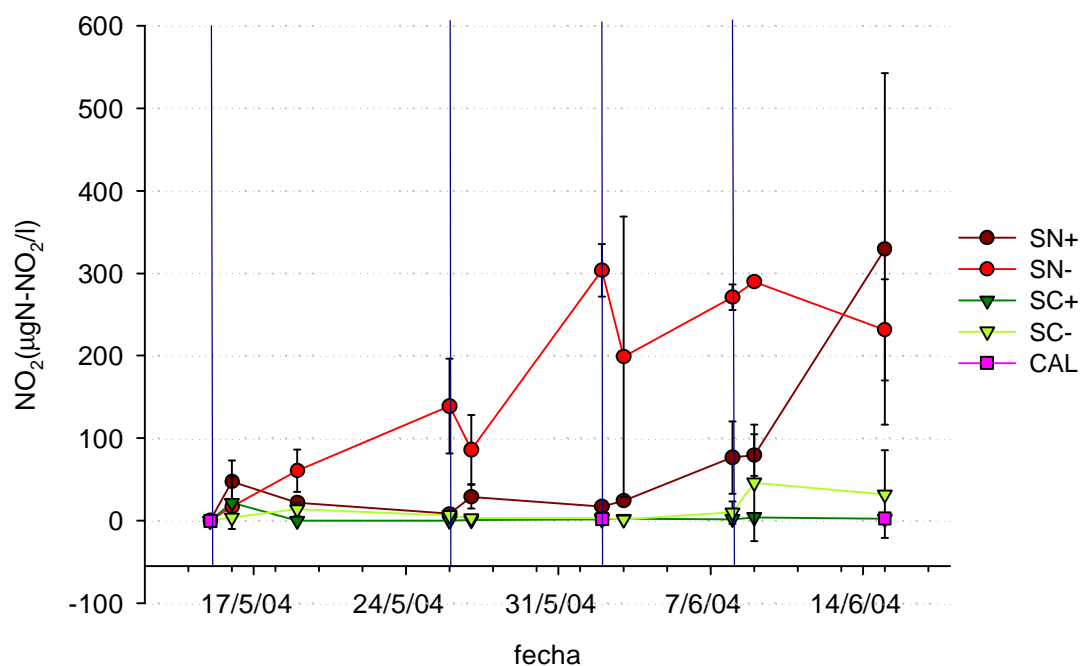


Figura 7.12. Evolución temporal de los valores medios de nitritos y sus desviaciones estándar en los distintos mesocosmos y en la laguna. SN son los mesocosmos a los que se añadieron nutrientes, SC los mesocosmos control, y + y - representan la presencia y la ausencia de macrófitos, respectivamente. CAL+ son los resultados registrados en el agua de la laguna fuera de los mesocosmos en presencia de macrófitos y CAL- en ausencia de los mismos. Las líneas verticales azules representan las adiciones de nutrientes.

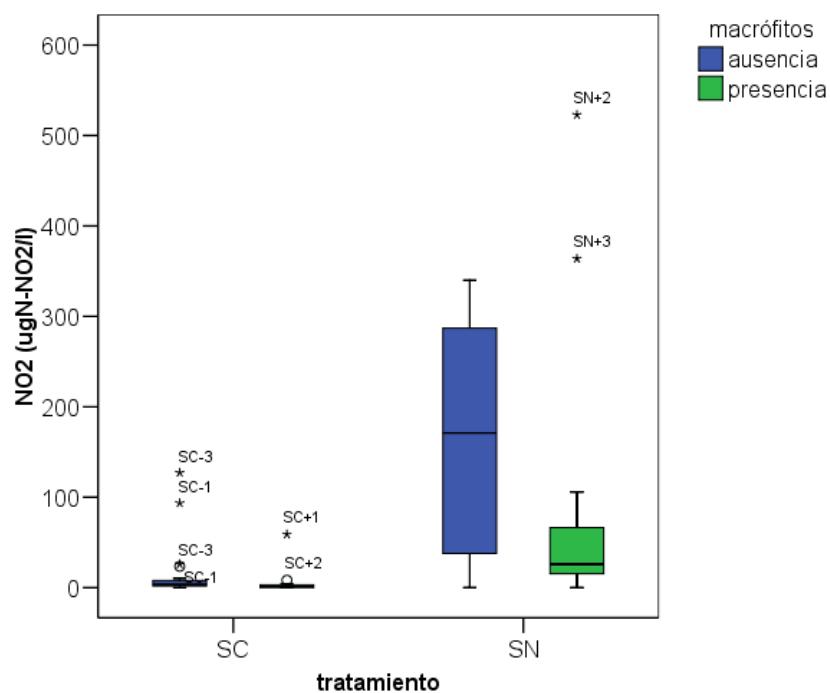


Figura 7.13. Diagrama de cajas y bigotes: Concentración de NO_2 en el agua de los mesocosmos en función de los factores tratamiento*macrófitos. El tratamiento se refleja en el eje de abscisas y la ausencia y presencia de macrófitos con los colores azul y verde, respectivamente.

Los valores de concentración de **nitrógeno total** (N_T) ascendieron a lo largo del experimento, siendo siempre superiores los valores observados en ausencia de macrófitos (figura 7.14). Como ya se viene observando, en todas las variables relacionadas con la concentración de nitrógeno disuelto en el agua en sus distintas formas, incluido el N_T , aunque los dos factores y su interacción resultaron ser estadísticamente significativos ($p < 0,05$), el factor que tuvo mayor peso a la hora de crear diferencias en las variables fue la inoculación de nutrientes.

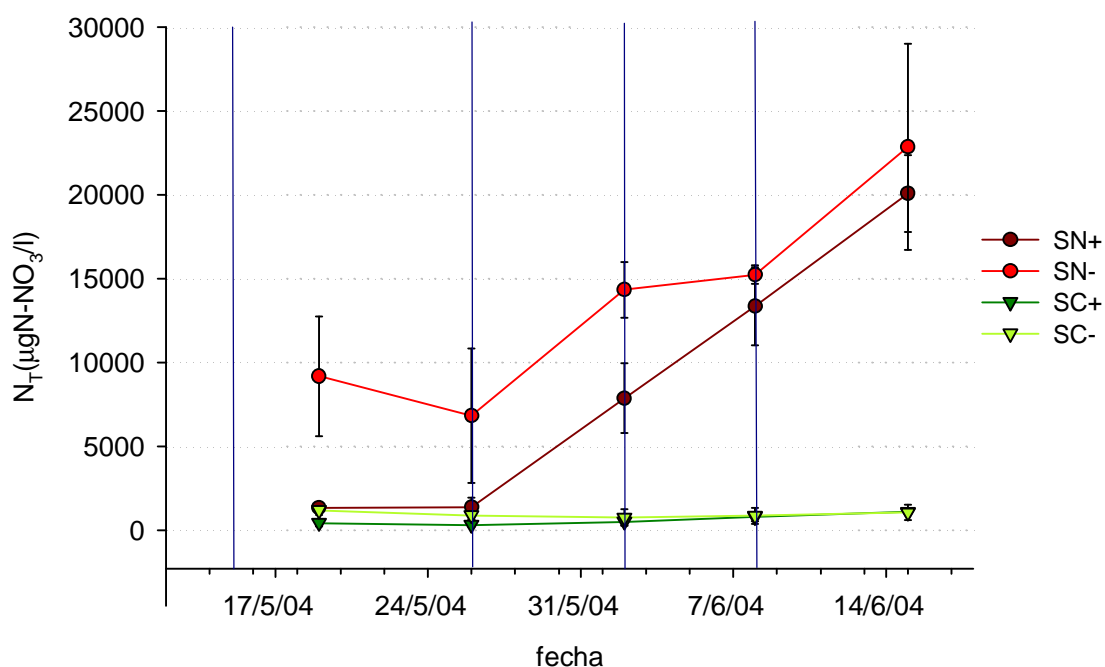


Figura 7.14. Evolución temporal de los valores medios de nitrógeno total y sus desviaciones estándar en los distintos mesocosmos y en la laguna. SN son los mesocosmos a los que se añadieron nutrientes, SC los mesocosmos control, y + y - representan la presencia y la ausencia de macrófitos, respectivamente. Las líneas verticales azules representan las adiciones de nutrientes.

En el **sedimento** también se dio un incremento de N_T en el interior de los mesocosmos (N_{Tsed}), que resultó ser significativamente ($p < 0,05$) más acusado en los que fueron sometidos al tratamiento con nutrientes (figura 7.15). El factor macrófitos ejerció cierta influencia sobre las concentraciones de N_T en el sedimento, observándose valores

mayores en los controles en ausencia de los mismos, aunque las diferencias no llegaron a ser estadísticamente significativas ($p=0,087$).

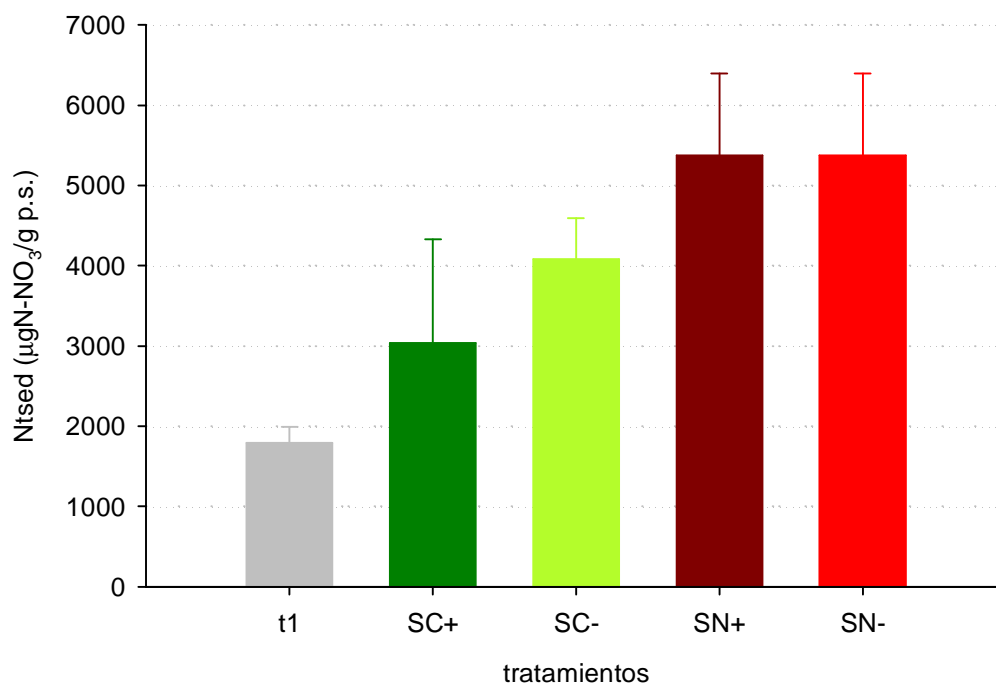


Figura 7.15. Concentración inicial y final de N_T en el sedimento en los distintos mesocosmos y sus desviaciones estándar. La concentración inicial corresponde a t1, SN son los mesocosmos a los que se añadieron nutrientes, SC los mesocosmos control, y + y - representan la presencia y la ausencia de macrófitos, respectivamente.

En los mesocosmos control, así como en los que fueron fertilizados y contenían macrófitos, no tuvieron lugar variaciones significativas de concentración de **clorofila *a*** (Cloa) hasta la última fertilización, a partir de la cual se dio un incremento en los mesocosmos SN+ y uno más leve en los SC- (figura 7.16). En los mesocosmos SN-, el incremento de clorofila *a* se dio ya a partir de la primera fertilización, y hasta el final del experimento, aunque hacia el final este incremento fue mucho menor, se puede decir que prácticamente despreciable, como si se hubiera estancado el crecimiento después de haber alcanzado valores muy elevados.

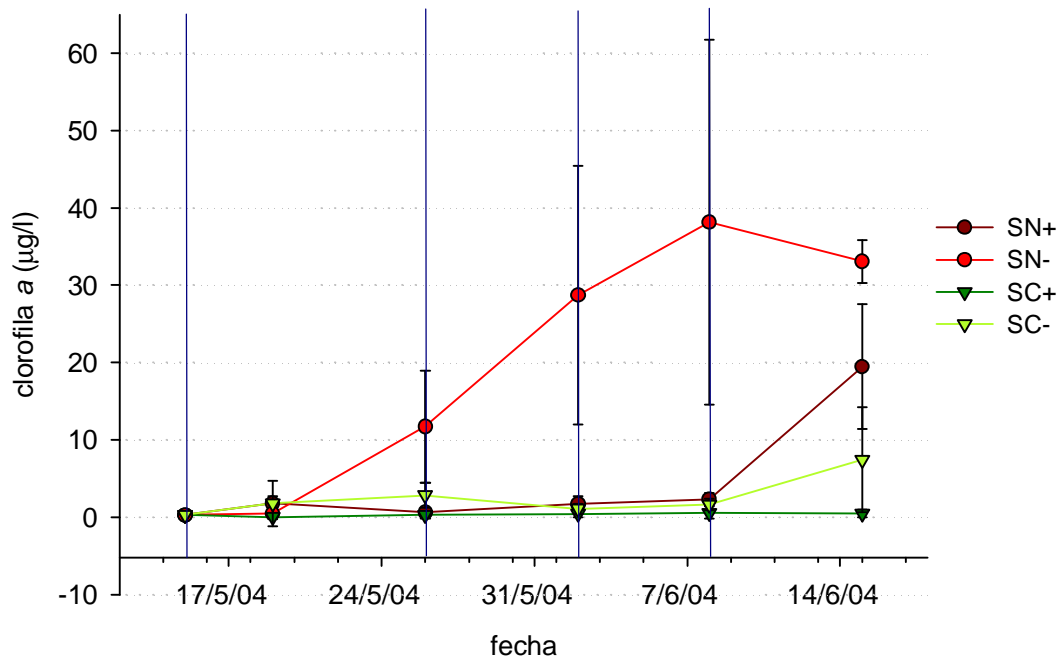


Figura 7.16. Evolución temporal de los valores medios de clorofila *a* y sus desviaciones estándar en los distintos mesocosmos y en la laguna. SN son los mesocosmos a los que se añadieron nutrientes, SC los mesocosmos control, y + y - representan la presencia y la ausencia de macrófitos, respectivamente. Las líneas verticales azules representan las adiciones de nutrientes.

Estadísticamente, los dos factores inter-sujetos por separado y su interacción, así como la interacción del factor tiempo con el factor tratamiento, resultaron influir significativamente ($p < 0,05$) sobre los valores de concentración de clorofila *a* en el agua de los mesocosmos.

La concentración final de **clorofila *a*** en el **sedimento** (figura 7.17) fue mayor ($p < 0,05$) en los mesocosmos que sufrieron las entradas de nutrientes. La presencia de macrófitos también resultó ser definitiva a la hora de provocar valores significativamente más elevados en los mesocosmos ($p < 0,05$), observándose un comportamiento opuesto al detectado en el agua. Ambos factores (macrófitos y tratamiento) resultaron ser significativos en este caso.

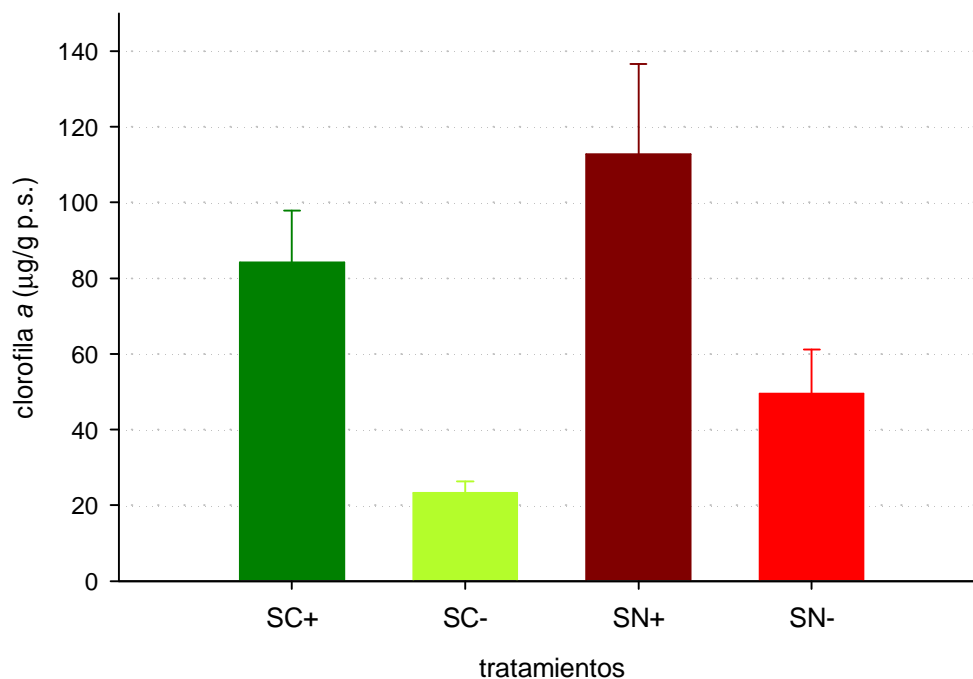


Figura 7.17. Concentración final de clorofila *a* por peso seco en el sedimento en los distintos mesocosmos y sus desviaciones estándar. SN son los mesocosmos a los que se añadieron nutrientes, SC los mesocosmos control, y + y – representan la presencia y la ausencia de macrófitos, respectivamente.

La biomasa de **macrófitos** (p.s.) aumentó en los mesocosmos de los dos tratamientos del experimento, pero lo hizo en mayor medida ($p < 0,05$) en los mesocosmos control en ausencia de nutrientes (figura 7.18).

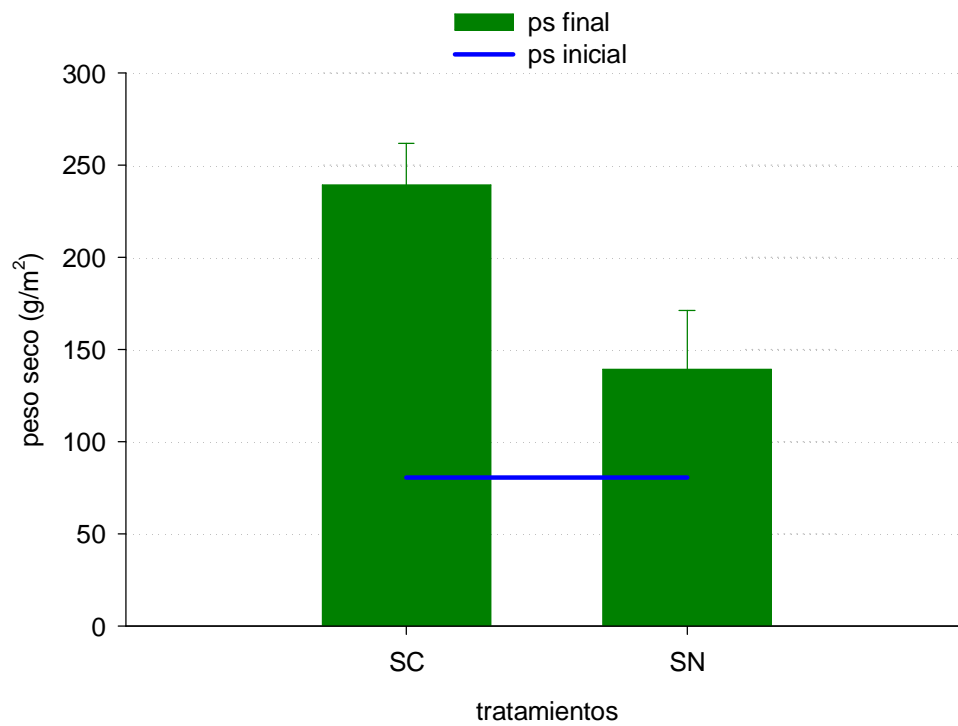


Figura 7.18. Biomasa por superficie inicial y final media de macrófitos (*Ruppia drepanensis*) con desviación estándar en el interior de los mesocosmos.

7.4.Discusión

7.4.1. Mesocosmos

La sustitución del agua de la laguna por agua mineral tiene como consecuencia una fase no muy prolongada de retorno a las condiciones naturales a través de cambios fisicoquímicos y biológicos íntimamente relacionados entre sí. A pesar de que la alteración forzada en el bioensayo puede resultar muy intensa y cabría esperar consecuencias más dramáticas, los resultados parecen dar a entender que la columna de agua es solamente el reflejo y el resultado de todos los procesos que tienen lugar en ella y en los elementos que la rodean. Y como el origen de la mayoría de esos procesos está en el sedimento y en los aportes de aguas subterráneas que llegan a la laguna, la recuperación de las características iniciales se produce en un corto período de tiempo. Esto demuestra que en los sistemas acuáticos, y en especial en las lagunas someras, el sedimento ejerce una enorme influencia sobre la calidad del agua como consecuencia de su carácter dinámico y de las reacciones biogeoquímicas que tienen lugar en él (de Vicente *et al.*, 2006). Es en lagunas someras, como Carralagroño, donde las interacciones entre agua y sedimento son más importantes para comprender la dinámica global de nutrientes (Ryding, 1985; Boström *et al.*, 1988).

En primer lugar, el sedimento va a ser la fuente de las sales que caracterizan a las aguas de la laguna a través de la entrada a la misma de agua subterránea altamente concentrada en iones y/o redisolución de sales depositadas en el sustrato, como ya se vio en el capítulo 2. Este aporte de iones desde el sedimento hace que se produzca un incremento de los valores de conductividad del agua mineral empleada para rellenar los mesocosmos, que posee inicialmente una conductividad eléctrica ligeramente inferior a la de la laguna. A esto se añade el hecho de que la laguna recibe agua más diluida que los mesocosmos por escorrentía o por precipitación directa. Por otra parte, a causa del confinamiento, la tasa de evaporación en los mesocosmos es mayor que la que se produce en la laguna. Además, en la superficie de los macrófitos hay iones y partículas que se disuelven inmediatamente en el agua. Por todo ello, los valores de conductividad que se miden ya en el segundo muestreo dentro de los mesocosmos son mucho más elevados que los de la laguna, y más aún dentro de los que contienen macrófitos.

Las interacciones entre los procesos que tienen lugar en la columna de agua y en el sedimento se producen en ambos sentidos. Así, los cambios que se desarrollan en las

variables que afectan a la columna de agua pueden traducirse en alteraciones en el sedimento. La actividad fotosintética que tiene lugar en la columna de agua tiene como consecuencia la retirada de CO_2 , lo que desplaza el equilibrio carbónico-carbonato, precipitando los carbonatos y provocando un incremento del pH. Por tanto, valores elevados de pH serán frecuentemente un síntoma de actividad fotosintética intensa. En el agua artificial añadida a los mesocosmos, que parte con un pH 3 puntos por debajo del de la laguna, tiene lugar un incremento inicial de pH que es más acusado en presencia de macrófitos debido a su actividad fotosintética. A medida que transcurre el experimento, el agua mineral de los mesocosmos sin macrófitos vuelve a poblarse de productores primarios fitoplanctónicos, incrementándose progresivamente los valores de pH como consecuencia de la producción primaria, hasta alcanzar valores próximos a los de los mesocosmos con macrófitos. En los mesocosmos con macrófitos, la adición de nutrientes tiene un efecto negativo sobre los valores de pH que se pone de manifiesto a partir de la tercera fertilización, y que está reflejando, por un lado, un efecto directo basado en la toxicidad del nitrógeno a elevadas concentraciones (Santamaría *et al.*, 1994, 1995, Bird *et al.*, 1998; Touchette y Burkholder, 2000, Barker *et al.*, 2008, Leoni *et al.*, 2008, Van der Heide *et al.*, 2008) y, por otro, uno indirecto basado en la competencia con el fitoplancton fundamentalmente por la luz (Touchette y Burkholder, 2000).

Precisamente, las elevaciones de pH y de la concentración de oxígeno disuelto, debidas a la actividad fotosintética en las proximidades del sedimento, constituyen dos de los principales reguladores de la difusión de nutrientes liberados del sedimento a la columna de agua (Boström, 1988, Jin *et al.*, 2006, Spears *et al.*, 2008). Respecto a la liberación de fósforo del sedimento, el pH del agua afecta a la capacidad de otros iones para retenerlo en los sedimentos, así como a las reacciones de precipitación-solubilización y oxidación-reducción mediante el control de las concentraciones de Fe, Al, y Ca disponibles, cambiando directa o indirectamente las reacciones químicas y biológicas que se dan en el agua (Jin *et al.*, 2006). Siendo el factor principal que controla la disponibilidad del fósforo para ser usado por las algas, se puede decir que controla la eutrofización. En el caso de Carrallogroño, los valores de pH por encima de 9, unidos a la presencia de calcio, provocan la precipitación de ortofosfato en formas muy poco solubles como hidroxiapatita.

De forma similar a lo que sucede con los valores de pH, el porcentaje de saturación de oxígeno se incrementa al comienzo del bioensayo a mayor velocidad en los mesocosmos que contienen *Ruppia drepanensis*. En ellos, las adiciones de nutrientes perjudican progresivamente a los macrófitos, dando lugar a porcentajes de saturación de oxígeno inferiores a los de los controles con macrófitos a partir de la tercera fertilización. Como sucedía en el bioensayo del capítulo 6, en los mesocosmos con macrófitos, la adición de nitrógeno tiene efectos negativos en la biomasa macrofítica.

En los mesocosmos sobre suelo desnudo, el incremento de oxígeno inicial se da de una manera algo más progresiva, ya que depende de la regeneración del fitoplancton a partir de las células algales que hayan podido quedar en el sedimento. Una vez que los valores de porcentaje de saturación de oxígeno se equiparan a los de los mesocosmos con macrófitos, los aportes de nitrógeno y fósforo en los mesocosmos SN- permiten un mayor crecimiento del fitoplancton (que se refleja también en la concentración de clorofila *a*) respecto de los mesocosmos control, que se traduce en concentraciones de oxígeno disuelto más altas, así como en incrementos diarios de oxígeno que igualan a los de los mesocosmos con macrófitos a medida que avanza el experimento. Este es, por tanto otro de los papeles que cumple el sedimento: contener a las formas de resistencia de las comunidades biológicas de este tipo de lagunas temporales durante los períodos desfavorables, permitiendo su desarrollo una vez que las condiciones lo hacen posible de nuevo.

Respecto a las adiciones de nutrientes, se observan comportamientos prácticamente opuestos en función de la presencia o ausencia de macrófitos. En el agua de los mesocosmos sobre suelo desnudo inicialmente no se produce una retirada inmediata de nutrientes añadidos, pero a medida que se desarrolla el fitoplancton, el fósforo inorgánico disuelto desaparece del agua con una eficacia cada vez mayor, probablemente por un efecto combinado de la asimilación por parte de los productores primarios y de los procesos de precipitación con iones (como el Ca^{2+}) presentes en el agua, que aumentan a medida que aumenta el pH (Otsuki y Wetzel, 1972, Granéli y Solander, 1988, Dieberg *et al.*, 2002, Kufel y Kufel, 2002). En presencia de macrófitos, éstos inicialmente son capaces de consumir el fósforo añadido o de contribuir a las condiciones necesarias para su precipitación. A medida que transcurre el tiempo y continúan las adiciones de nutrientes, parte del fósforo sigue siendo retirado, pero la concentración mínima es cada vez más alta, alcanzando valores al final del experimento de entre 80 y 100 µg/l. Sin embargo, teniendo en cuenta que este incremento del fósforo también se produce en los controles con *Ruppia* (SC+), cabe pensar en que sea, en parte, un producto de procesos de descomposición de la materia orgánica, ya que los macrófitos funcionan como sumidero de nutrientes durante su crecimiento y como fuente de los mismos durante su senescencia (Carpenter y Lodge, 1986, Rørslett *et al.*, 1986, Granéli y Solander, 1988, Jones, 1990, Sondergaard y Moss, 1998). Según Wang y col. (2007), los macrófitos pueden actuar sobre el intercambio de nutrientes que se produce entre agua y sedimento, por mecanismos aún no muy conocidos. Durante la mayor parte del tiempo, los sedimentos con macrófitos muestran mayor capacidad para retener el fósforo y menor tendencia a liberarlo. Esto les permite mantener niveles más bajos de P en el agua, con concentraciones más elevadas en el sedimento de materia orgánica, Ca, Fe, y Al. Sin embargo, cuando entran en fase de senescencia por un descenso de profundidad en la laguna, o cuando sufren procesos de descomposición debidos a la toxicidad de las elevadas concentraciones de nitrógeno, propician la liberación de los nutrientes del sedimento.

Respecto a la concentración de fósforo total, se observan valores que están muy por encima de las concentraciones de fósforo reactivo, sobre todo en los mesocosmos SN-, que pueden deberse al fósforo añadido en las fertilizaciones y asimilado por las algas del fitoplancton (figura 7.8). En el sedimento, los responsables principales de la concentración de fósforo total son las adiciones de fósforo inorgánico y la presencia de fitobentos o de restos orgánicos de otros organismos que caen al fondo. El que en los mesocosmos no existan diferencias significativas debidas a la presencia de macrófitos o a las fertilizaciones puede ser indicativo de que el agua empleada para rellenar los mesocosmos ha sido capaz de mantener en disolución el fósforo añadido durante el experimento, o los organismos fitoplanctónicos lo hayan asimilado en su totalidad, de modo que la concentración encontrada en el sedimento de los mesocosmos fertilizados no se diferenciase de la encontrada en los controles.

A diferencia del fósforo, cuya fuente principal en los ecosistemas es la litosfera, y cuyo ciclo se cierra entre el agua y los sedimentos, no habiendo intercambio con la atmósfera, el nitrógeno puede proceder, en última instancia, de la atmósfera, y siendo incorporado a los ecosistemas acuáticos y terrestres a través de procesos biológicos de fijación por parte de organismos procariotas. Por tanto, en este caso, los intercambios de compuestos de nitrógeno entre la columna de agua y el sedimento pueden tener una importancia relativamente menor que en el caso del fósforo. Respecto a las proporciones de las diferentes formas de nitrógeno, éstas constituyen una expresión de la marcha de los procesos biológicos. La concentración relativa de amonio y de nitrito será mayor donde la descomposición de materia orgánica sea más activa, es decir, cerca del fondo o en los propios sedimentos, mientras que el nitrato será la forma más abundante en condiciones aerobias, en la columna de agua (Margalef, 1998). En determinadas ocasiones, los compuestos de nitrógeno contenidos en el sedimento pueden ser liberados a la columna de agua y así estar disponibles para los organismos. El flujo de nutrientes (amonio) del sedimento al agua se correlaciona positivamente con la temperatura y con la cantidad de materia orgánica en los primeros centímetros del sedimento en estuarios (Clavero *et al.*, 2000) y en lagunas someras eutróficas (Wang *et al.*, 2008), por lo que en Carrallogroño debería producirse en mayor medida en los momentos previos a la fase de desecación de la laguna, cuando la temperatura del agua y la acumulación de restos orgánicos en el sedimento son máximas. La concentración de sales en el agua puede resultar bastante influyente, tanto para incrementar el flujo de nitrógeno del sedimento a la columna de agua (Rysgaard *et al.*, 1999) como para determinar que sea liberado mayoritariamente en forma de amonio (Gardner *et al.*, 1991). También influye el tipo de sedimento, de modo que, desde sedimentos de tipo limo, la tasa de liberación es mucho mayor que desde sedimentos más arenosos (Simon, 1989).

Por otra parte, y respecto a la asimilación de los diferentes compuestos de nitrógeno por los productores primarios, se observa de nuevo que éstos, en presencia de nitratos y

amonio, absorben preferentemente amonio, ya que su asimilación implica ventajas energéticas respecto a los nitratos (Eppley *et al.*, 1969, Syrett, 1981, Dorch y Conway, 1984). Al comienzo del bioensayo existen diferencias de comportamiento respecto a la concentración de amonio entre mesocosmos con y sin macrófitos, que se deben a que a la población fitoplanctónica apenas le ha dado tiempo a formarse, por lo que aún su asimilación de nutrientes no es muy elevada. A medida que transcurre el experimento, los macrófitos son cada vez menos capaces de asimilar este amonio en su totalidad, debido al efecto de toxicidad ya mencionado. Por el contrario, el fitoplancton presente en los mesocosmos sin macrófitos, que se hace progresivamente más abundante, como muestra la concentración de clorofila *a* (figura 7.16), utiliza cada vez más amonio, retirando casi por completo el añadido a través de las fertilizaciones. Respecto a los nitratos, debido a la disponibilidad de amonio, una gran proporción de lo que se añade queda disuelta en el agua sin que los organismos lo absorban, en este caso ni en los mesocosmos con macrófitos ni en los que no los tienen. Estas cantidades de compuestos de nitrógeno no absorbidas son las que se reflejan en los valores de concentración de nitrógeno total, tanto en el agua como en el sedimento. En el primer caso, se produce un incremento gradual de la misma a lo largo de todo el bioensayo. En lo que respecta al sedimento, las concentraciones finales de nitrógeno total se deben a la suma del nitrógeno inorgánico que no ha sido absorbido y del orgánico procedente de fitoplancton o restos de organismos que han caído al sedimento, o del propio fitobentos o zoobentos. Por supuesto es lógico que su concentración sea mayor en los mesocosmos fertilizados, pero su mayor presencia en los mesocosmos sin macrófitos, aunque no es significativa puede llevar a pensar en un reciclaje más rápido del nitrógeno contenido en el fitoplancton respecto de los macrófitos.

La concentración de clorofila *a* en el agua es mucho más elevada en los mesocosmos fertilizados en ausencia de macrófitos a partir de la segunda fertilización, lo que refleja una mayor presencia de fitoplancton. Estos resultados son coherentes con los obtenidos respecto a la captación de los nutrientes y también respecto a los valores de oxígeno disuelto y pH. Tras la última fertilización, se incrementan también los valores de clorofila *a* de los mesocosmos con nutrientes en presencia de macrófitos. Puede ocurrir que se haya sobrepasado el límite de entrada de nutrientes por encima del cual la labor de los macrófitos como controladores de la eutrofización se ve anulada.

En cuanto a la clorofila *a* que está contenida en el sedimento, la situación se invierte, de modo que su concentración es más elevada en los mesocosmos con macrófitos. En este caso, la clorofila *a* podría proceder del fitobentos, así como de pequeños fragmentos de macrófitos que se depositan en el fondo de los mesocosmos.

Los macrófitos sumergidos poseen ventajas respecto a la captación de nutrientes comparándolos con el fitoplancton ya que para ellos el sedimento es la principal fuente de obtención de los mismos (Barko *et al.*, 1991), mientras el fitoplancton debe conformarse con los nutrientes disueltos en el agua. Por tanto, la precipitación de fósforo beneficia a los macrófitos respecto al fitoplancton, máxime si realmente éste es liberado en parte por bacterias del sedimento que colaboran a que esté disponible sólo para los macrófitos en el agua intersticial. Sin embargo, la biomasa de macrófitos se ve incrementada en menor medida en los mesocosmos con nutrientes que en los controles, lo que puede estar revelando una competencia por la luz con el fitoplancton o el ya mencionado efecto de toxicidad sobre los macrófitos de las elevadas concentraciones de nitrógeno. Este perjuicio que las adiciones de nutrientes ejercen sobre los macrófitos provoca de manera directa (descomposición) e indirecta (el descenso del pH aumenta la solubilidad del fosfato cálcico) un incremento de concentración de fósforo en el interior de los mesocosmos. Esto coincide con la tendencia observada (Begon *et al.*, 1999) según la cual el retorno de nutrientes desde el sedimento puede representar una contribución importante de fosfatos a la columna de agua en lagos con muy poca profundidad durante el verano, cuando las altas tasas de descomposición en la superficie de los sedimentos producen las condiciones anaeróbicas necesarias para la liberación del fósforo.

7.4.2. Implicaciones a nivel ecosistémico

La deforestación y la erosión, así como la fertilización de los suelos agrícolas que se han producido y se producen en la cuenca de Carralagroño incrementan las entradas a la laguna tanto de nitrógeno como de fósforo.

Las lagunas someras que reciben cantidades elevadas de nutrientes, como puede ser el caso de Carralagroño, acumulan una parte de los mismos en sus sedimentos en forma de carga interna, manteniéndolos retirados de la columna de agua y frenando así la eutrofización. Aunque las entradas de nutrientes cesen, no se producen cambios inmediatos en el funcionamiento de estos sistemas debido a que dichos nutrientes (sobre todo el fósforo) se liberan al agua gracias a diferentes mecanismos (altas temperaturas, senescencia de macrófitos, resuspensión, valores de pH que mantienen una alta solubilidad del fósforo, momentos puntuales de anoxia, etc.), incrementándose así su concentración en la misma (Moss *et al.*, 1988; Granéli, 1999, Morin y Morse, 1999; Welch y Cooke, 2005). A pesar de todo, estos sistemas demuestran ser una trampa eficiente de fósforo, ya que, las entradas exceden a las salidas (Granéli, 1999).

Por tanto, en momentos de temperatura, salinidad y tasas de descomposición elevadas, es decir, principalmente en verano, es cuando tiene lugar en mayor medida la liberación de nutrientes procedentes de ese depósito interno almacenado en el sedimento de Carralagroño. Durante el resto del año, el sedimento constituye un sumidero efectivo de nutrientes, que gracias a las condiciones fisicoquímicas propiciadas en gran medida por la presencia de macrófitos, frena los procesos de eutrofización que en otras circunstancias se darían en la laguna.

Esta liberación de nutrientes del sedimento al agua podría suceder en la laguna a pesar de que algún día se lograran evitar las entradas de nutrientes que con toda seguridad se están dando desde su entorno cultivado, y, de hecho, puede estar ya ocurriendo, en cierta medida, durante los períodos del ciclo hidrológico en los que las entradas de nutrientes disminuyen o cesan. Sin ir más lejos, las formaciones tipo *bloom* de *Cladophora fracta* que tienen lugar en la laguna durante la primavera, pueden estar beneficiándose, e incluso siendo posibles, gracias al flujo hacia la columna de agua de los nutrientes acumulados en el sedimento (Kamer *et al.*, 2004). Por tanto, la recogida de la biomasa de estas formaciones de clorofíceas filamentosas podría suponer un método no demasiado costoso de contribuir a la retirada de nutrientes de la laguna de Carralagroño.

7.5. Conclusiones

- Los resultados demuestran que en la laguna de Carralagroño las sales contenidas en el sedimento y que entran con las aguas subterráneas son las principales determinantes de las propiedades fisicoquímicas de la laguna y de los procesos relacionados con las comunidades biológicas que dichas propiedades condicionan.
- Gracias a las formas de resistencia de los organismos que permanecen en el sedimento para asegurar su supervivencia durante los periodos de latencia, en cuanto la laguna recibe agua y las condiciones fisicoquímicas características de los ecosistemas salinos temporales se recuperan, la actividad biológica está garantizada.
- Los sedimentos de la laguna de Carralagroño acumulan en forma de carga interna los nutrientes que reciben, retirándolos así de la columna de agua y funcionando como control de la eutrofización. En determinadas condiciones (temperatura, pH, salinidad, etc.), estos nutrientes son de nuevo liberados a la columna de agua donde vuelven a estar disponibles para los organismos.

8. REDES TRÓFICAS

8.1.Introducción

Las redes tróficas de los humedales temporales son muy variables en el tiempo y en el espacio, y dependen de los rasgos del historial de vida de sus especies y de las características de los ambientes terrestres adyacentes al humedal (Angeler y Álvarez-Cobelas, 2005).

El uso de los isótopos estables de Carbono y Nitrógeno para abordar el estudio de las redes tróficas en ecosistemas acuáticos en general y lacustres en particular comenzó en los años 70 del siglo pasado y se va perfeccionando día a día.

Una de las primeras publicaciones importantes es la firmada por de Niro y Epstein, (1978). Dichos autores estudiaron las diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre un animal y su dieta, comparando los resultados obtenidos para diferentes tejidos y diferentes dietas, y proponen la posibilidad de emplear esta técnica para determinar la dieta de organismos vivos o de material fósil. Los mismos autores, años después, (de Niro y Epstein, 1981) demuestran que existe una diferencia entre el $\delta^{15}\text{N}$ de los animales y el de sus dietas con experimentos controlados y extrapolan sus resultados a reconstrucciones de dieta en fósiles.

Peterson y Fry, (1987) presentaron una introducción a la metodología de los isótopos estables de C, N y S, aplicada a la comprensión de los ecosistemas, con ejemplos de estudios que ponen de relieve su utilidad. Fry, (1991) abordó la estructura de la red trófica de los ecosistemas acuáticos y la importancia del reciclaje del nitrógeno orgánico terrestre en ellas mediante datos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de los organismos de ríos y lagos de Estados Unidos.

Gu y col. (1994) examinaron los flujos de energía y los ciclos de nutrientes en la red trófica planctónica de un lago subártico a través de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de sus organismos. Los mismos autores, poco después, utilizaron los isótopos para evaluar la aportación de fuentes terrestres y acuáticas de carbono orgánico a la red trófica bentónica del mismo lago, así como la estructura de la misma (Gu *et al.*, 1997).

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ fueron usados de nuevo por Vander Zanden y col. (1999) para determinar relaciones tróficas y medir la longitud de las cadenas tróficas en 14 lagos canadienses. Dos investigadores del mismo equipo (Vander Zanden y Rasmussen, 1999) investigaron la variación en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de diferentes consumidores primarios debida al tipo de hábitat y obtuvieron un patrón de variación o “línea base” que propusieron emplear para estimar la posición trófica de los organismos. Dicha cuestión de la “línea base” fue abordada de nuevo por Post (2002), que desarrolló y discutió los métodos para generarla de modo que permitiera estimar la posición trófica de los consumidores en ecosistemas acuáticos mediante el uso de isótopos estables. En dicho trabajo, se obtuvieron valores de fraccionamiento de 3,4‰ para el $\delta^{15}\text{N}$ y de 0,4‰ para el $\delta^{13}\text{C}$. Poco antes, Vander Zanden y Rasmussen (2001) llevaron a cabo un análisis a gran escala de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos en diferentes trabajos de campo y de laboratorio de carnívoros y herbívoros de sistemas acuáticos para comprobar el grado de variación que existía en el fraccionamiento isotópico en función del taxón, del hábitat o del tipo de dieta.

Vanderklift y Ponsard (2003) pusieron nombre por primera vez al enriquecimiento isotópico o fraccionamiento trófico, expresándolo como la diferencia entre el $\delta^{15}\text{N}$ de un consumidor y el de su dieta, y analizando las posibles fuentes de variación de dicho fraccionamiento, como pueden ser el ambiente o el tipo de dieta de los organismos.

En nuestro país se han realizado algunos trabajos en este sentido, intentando desentrañar el funcionamiento de las redes tróficas en los ecosistemas acuáticos. En algunos casos, se recurrió al uso de bioensayos controlados y del análisis de los diferentes componentes de los ecosistemas para comprobar de qué manera influye cada uno de ellos sobre la estructura de la red trófica (Alcorlo *et al.*, 1997 y 2001). En otros, aplicando isótopos estables, como en el trabajo de Crehuet y col. (2007), en el que indagaron acerca del papel de los juveniles de *Procambarus clarkii* en la red trófica de la marisma del Parque Nacional de Doñana. En 2008, Rojo y col. publicaron los resultados de una investigación acerca de la circulación de nitrógeno a través de la red trófica planctónica en la laguna Colgada (Parque Nacional de las Lagunas de Ruidera) en diferentes estaciones, para lo cual midieron los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los organismos del plancton. Asimismo, cabe mencionar algunos trabajos enmarcados en el medio marino en los que también se ha recurrido al uso de isótopos estables. En uno de ellos, el objetivo fue detectar patrones de selección de dieta en función de diferentes variables por parte del Calderón común (*Globicephala melas*) en el Estrecho de Gibraltar a través de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (de Stephanis, *et al.*, 2008). En otros, se abordó la estructura y la variabilidad de las redes tróficas pelágicas en la costa Atlántica de la Península Ibérica. En un primer trabajo (Bode, *et al.*, 2003), se centraron en los afloramientos de la Costa de Galicia y emplearon los valores de enriquecimiento de

$\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en los organismos. En el segundo (Bode, *et al.*, 2007), el área de estudio cubría la totalidad de la costa Atlántica de la Península Ibérica y se recurrió a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del plancton y de los consumidores pelágicos.

Gracias a todos ellos y a otros muchos, la composición isotópica de los organismos en función de su posición y de sus relaciones con los demás en la red trófica es cada vez más conocida.

En capítulos anteriores del presente trabajo se ha abordado el análisis de las condiciones fisicoquímicas características de la laguna de Carralagroño, el estudio de la composición de las comunidades que viven en ella y del papel que desempeñan en los procesos de producción primaria y captación de nutrientes. Además, se ha evaluado la influencia que ejercen las entradas de nutrientes sobre la dinámica del ecosistema de la laguna, así como el papel de los procesos de intercambio de nutrientes entre el agua y el sedimento. Llegados a este punto, resulta interesante introducirse en la descripción de las relaciones tróficas existentes entre los componentes de la biota de Carralagroño y tratar de inferir la manera en que éstas sufren variaciones en el tiempo, representando de manera aproximada la red trófica de la laguna.

Como ya se ha puesto de relieve, en sistemas en los que los estudios tradicionales de la selección de dieta y las relaciones tróficas basados en observaciones de campo, contenidos estomacales, etc., como el publicado por Alcorlo y col. (2004), no son posibles, aproximaciones basadas en la metodología de isótopos estables son muy útiles para inferir cómo varía la estructura de la red trófica (Rau, 1980). De este modo, en el trabajo que se presenta a continuación se midieron los isótopos estables pesados de C y N (^{13}C y ^{15}N) para obtener información sobre la posición trófica de los organismos en el ecosistema y las relaciones que se establecen entre ellos. La comparación de los resultados obtenidos con el gran abanico de estudios existentes permitió extraer conclusiones sobre el fraccionamiento isotópico que se da en los organismos de la laguna, interpretando los valores numéricos y traduciéndolos en su posición o posiciones en la red trófica a lo largo del ciclo hidrológico estudiado.

8.2. Metodología

8.2.1. Metodología de los isótopos estables para la descripción de redes tróficas

La unidad de medida que se utiliza para cuantificar las proporciones isotópicas en la naturaleza es el δ , que se define como la relación en tanto por mil entre las cantidades de isótopo pesado y ligero en la muestra, respecto a la relación existente en el patrón de referencia:

$$\delta: \delta x = 1000 * \frac{R_x - R_{std}}{R_{std}} \text{ (‰)}$$

R_x = relación molar entre isótopos pesado y ligero en la muestra

R_{std} = relación molar entre isótopos pesado y ligero en el patrón

El contenido isotópico se mide a través de un espectrómetro de masas. Los espectrómetros comparan los gases procedentes de las muestras (CO_2 , N_2 , etc.) con un gas de la misma naturaleza que se llama estándar de trabajo. Se emplean patrones internacionales, que definen el valor $\delta=0$ frente al que se comparan el resto de relaciones isotópicas, y también estándares internos. El equipo concreto empleado en este caso por el laboratorio de Isótopos estables del Servicio Interdepartamental de Investigación de la Universidad Autónoma de Madrid y su funcionamiento, se explican en el capítulo 5.

El comportamiento de los isótopos en los tejidos vivos es lo que los convierte en interesantes herramientas de trabajo para analizar la estructura y dinámica de los ecosistemas. Según queda demostrado en trabajos como los de de Niro y Epstein, (1981) y Schoeninger y de Niro, (1984):

- El **Nitrógeno** se enriquece en ^{15}N a medida que asciende en la cadena trófica, lo que lo convierte en una herramienta útil para conocer la posición trófica de un organismo. Es lo que se denomina enriquecimiento o fraccionamiento isotópico trófico:

$$\Delta = \delta^{15}\text{N}_{\text{consumidor}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{dieta}} \text{ (Vanderklift \& Ponsard, 2003)}.$$

El fraccionamiento se produce por dos motivos fundamentales: una mayor excreción del isótopo ligero y el aumento del isótopo pesado que se da con la asimilación de

proteínas. Minagawa y Wada (1984) cuantificaron este fraccionamiento en un 3,4‰. Peterson y Fry (1987), de una recopilación de datos de varios trabajos (Macko *et al.* (1982), Minagawa y Wada (1984), Peterson *et al.* (1986), entre otros), obtuvieron que en cada paso de la cadena trófica el $\delta^{15}\text{N}$ de un organismo se ve enriquecido en un 3,2‰ respecto a su dieta. Posteriormente, varios autores se han referido a cifras similares o ligeramente más bajas. Vander Zanden y Rasmussen (2001) calcularon que se trata de un 2,9‰, Post (2002) habló de nuevo de un 3,4‰ como la cifra más robusta y aplicable cuando se abordan redes tróficas completas con múltiples interacciones y especies, Vanderklift y Ponsard (2003) obtuvieron un 2,54‰, que se convertía en 2,98‰ si tenían en cuenta únicamente a los organismos dulceacuícolas, y McCutchan y col. (2003), apuntaron que un 2,3‰ se ajustaba más a la realidad para invertebrados acuáticos. Otros autores (Herwig *et al.*, 2004) encontraron un fraccionamiento de alrededor de un 1‰ para los consumidores primarios acuáticos respecto a sus fuentes nutricias y de alrededor de un 2‰ para los consumidores secundarios respecto a los primarios, y concluyeron que el valor puede oscilar entre un 2‰ y un 5‰, sobre todo si se analizan organismos con dietas mixtas o cadenas tróficas complejas.

- El **Carbono** muestra desde una ausencia de discriminación isotópica (0‰) (Peterson y Fry, 1987) hasta un fraccionamiento del 1‰ (de Niro y Epstein, 1978) a lo largo de la red trófica, de modo que se puede usar para conocer el origen último de la fuente de Carbono. Como el valor de $\delta^{13}\text{C}$ es negativo, se debe esperar encontrar proporciones isotópicas ligeramente (entre un 0‰ y un 1‰) menos negativas para los consumidores que para sus dietas. En sistemas acuáticos, hay que tener en cuenta que el $\delta^{13}\text{C}$ es mayor en los productores primarios litorales que en los pelágicos (France, 1995). Además, los lípidos son isotópicamente más ligeros y las proteínas más pesadas. Post (2002) obtuvo un valor de fraccionamiento para el $\delta^{13}\text{C}$ de 0,4‰, pero con una desviación estándar de 1,3‰, por lo que sugirió que podían darse enormes diferencias debidas al tipo de dieta de los organismos.

8.2.2. Diseño experimental

La aproximación al estudio de las redes tróficas del ecosistema de Carralagroño tuvo lugar en varias fases. En primer lugar, y con una periodicidad mensual, se llevó a cabo la recogida y fijado de muestras de las diferentes fracciones que en cada momento se encontraban en la laguna (tabla 8.1). La laguna se llenó a finales del mes de octubre de 2003, y se esperó un mes para tomar las primeras muestras:

- Para la captura y separación del plancton se utilizó un método de filtrado en columna. Se colocaron tamices de 150µm, 50µm y 20µm formando una torre sobre la cual se vertía el agua de la laguna y se recogió el agua resultante del tamizado para pasarla posteriormente a través de un filtro Whatman GF/F. De esta forma, se obtuvieron cuatro fracciones (<20µm, 20µm a 50µm, 50µm a 150µm y >150µm). En todas las campañas se filtró un volumen de agua que fuera suficiente en cada caso para obtener una biomasa significativa de las cuatro fracciones.
- Las muestras de epibentos (fitobentos+detritos) se obtuvieron mediante la extracción de fragmentos de sedimento de la laguna. Éstos se tomaron directamente empleando un sacabocados de 15mm de diámetro.
- Tanto las muestras del *bloom* de *Cladophora fracta* como las de las dos especies de macrófitos presentes en Carralagroño (*Chara connivens* y *Ruppia drepanensis*) se tomaron directamente de la laguna. En el caso de los macrófitos mediante segado manual, y en el caso de las algas filamentosas separando, también manualmente, fragmentos de los flóculos que se encontraban suspendidos o flotando en la laguna.
- La colecta muestral de macroinvertebrados acuáticos se realizó según el método “Kick Sampling” (Abel, 1989) o de “pateo y manguero”. Se utilizó una red de mano de mango largo con una malla de apertura de 200µm y un área aproximada de 0,1m². La estandarización del método consiste en introducir la red de mano en los diferentes hábitats de la laguna, mientras por delante de la red el operador procede a remover y golpear el sustrato dinámicamente con los pies. Seguidamente, una vez en el laboratorio, se realizó la separación de los organismos acuáticos atrapados entre el material restante: materia orgánica, hojarasca o arena. A continuación se realizó la identificación taxonómica de los individuos presentes en las muestras y su separación por familias o categorías subfamiliares (método descrito en capítulo 4).

Tabla 8.1. Fracciones recogidas y posteriormente procesadas en los diferentes muestreos.

		nov-03	feb-04	mar-04	mar-04	abr-04	jun-04	jul-04	ago-04
Seston	<20µm								
	20µm-50µm								
	50µm-150µm								
	>150µm								
Epibentos									
<i>Ruppia drepanensis</i>									
<i>Chara connivens</i>									
<i>Cladophora fracta</i>									
Zoobentos									

Posteriormente, se abordó el procesamiento de las muestras de todas y cada una de las fracciones en el laboratorio, que consistió en secado a 70°C durante 24h, pesado en balanza de precisión y homogeneizado mediante mortero de ágata. En tercer lugar, se

llevó a cabo el análisis de la composición isotópica natural de las muestras ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) en el Laboratorio de Isótopos estables del SIDI de la Universidad Autónoma de Madrid mediante espectrómetro de masas. Por último, se procedió al análisis estadístico de los datos empleando para ello el paquete estadístico SPSS 17.0.

8.3.Resultados

En la tabla 8.2 se resumen las fracciones o taxones que fueron capturadas y separadas en las muestras de Carrallogroño de cada campaña, los hábitos de dieta de cada una de ellas según la bibliografía y la categoría trófica asignada. También se muestra el valor de biomasa de cada muestra y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

Tabla 8.2. Fracciones o taxones capturados en Carrallogroño durante el ciclo hidrológico 2003/04, valores isotópicos, comportamiento trófico teórico y grupo trófico asignado.

fecha	fracción	subfracción/familia	categoría subfamiliar	biomasa (µg)	análisis isotópico $\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	comportamiento trófico	grupo trófico asignado
27/11/2003	plancton	<20 micras		207300	11,3	-12,2	productores	productores
	plancton	20-50 micras		17700	10,3	-15,8	productores	productores
	plancton	50-150 micras		27400	12,1	-17,3	detritívoros-alguivoros	consumidores primarios
	plancton	>150 micras		90400	14,2	-22,9	detritívoros-alguivoros	consumidores primarios
	epibentos	core de 15mm		2581200	10,7	-3,8	productores+detritos	productores
01/02/2004	plancton	<20 micras		152400	9,3	-14,1	productores	productores
	plancton	20-50 micras		27000	9,3	-6,8	productores	productores
	plancton	50-150 micras		39800	13,6	-7,0	detritívoros-alguivoros	consumidores primarios
	plancton	>150 micras		41800	16,2	-21,0	detritívoros-alguivoros	consumidores primarios
	epibentos	core de 15mm		3419700	8,7	-1,4	productores+detritos	productores
06/03/2004	clorofíceas	fragmento		313200	12,9	-13,2	productores	productores
	plancton	<20 micras		158100	9,9	-8,1	productores	productores
	plancton	20-50 micras		16100	9,2	-8,7	productores	productores
	plancton	50-150 micras		13100	14,0	-14,1	detritívoros-alguivoros	consumidores primarios
	plancton	>150 micras		8300	12,3	-21,5	detritívoros-alguivoros	consumidores primarios
30/03/2004	epibentos	core de 15mm		2754100	10,8	-6,6	productores+detritos	productores
	plancton	<20 micras		160400	10,7	-2,6	productores	productores
	plancton	20-50 micras		18400	10,7	-6,5	productores	productores
	plancton	50-150 micras		52700	16,2	-12,2	detritívoros-alguivoros	consumidores primarios
	plancton	>150 micras		26300	15,5	-19,5	detritívoros-alguivoros	consumidores primarios
24/04/2004	plancton	<20 micras		157600	11,8	-8,2	productores	productores
	plancton	20-50 micras		4900	-	-11,5	productores	productores
	plancton	50-150 micras		64600	13,1	-10,1	detritívoros-alguivoros	consumidores primarios
	plancton	>150 micras		25000	16,9	-18,0	detritívoros-alguivoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Turbellaria</i>		1300	-	-	carnívoros-detritívoros	consumidores secundarios
	zoobentos	<i>Oligochaeta</i>		3400	-	-21,7	detritívoros o alguivoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Limnephilidae</i>	<i>Limnephilini</i>	12900	12,9	-22,6	detritívoros-herbívoros-alguivoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Stratiomyidae</i>		100	-	-20,7	raspadores-trituradores-detritívoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Chironomidae</i>	<i>Orthocladiinae</i>	50	-	-22,9	comedores de sustrato-detritívoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Hydrophilidae</i> (ad)	<i>Enochrus</i>	9000	13,7	-21,9	recolectores-pacedores-detritívoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Ostracoda</i>		10300	13,1	-15,7	detritívoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Ceratopogonidae</i>		200	-	-20,7	detritívoros y depredadores	consumidores secundarios
	zoobentos	<i>Dolichopodidae</i>		900	-	-20,7	depredadores chupadores	consumidores secundarios
	zoobentos	<i>Helophoridae</i> (ad)	<i>Helophorus</i>	1600	-	-	pacedores-trituradores	consumidores primarios
30/06/2004	plancton	<20 micras		149300	10,2	-12,5	productores	productores
	plancton	20-50 micras		8700	8,5	-11,3	productores	productores
	plancton	50-150 micras		8600	13,0	-15,9	detritívoros-alguivoros	consumidores primarios
	plancton	>150 micras		46300	17,4	-22,0	detritívoros-alguivoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Lestidae</i>		8600	16,5	-20,2	depredadores	consumidores terciarios
	zoobentos	<i>Corixidae</i>	<i>Sigara stagnalis</i> y <i>Cymatia rogenhoferi</i>	19300	14,7	-19,1	detritívoros-depredadores ocasionales	consumidores secundarios
	zoobentos	<i>Ostracoda</i>		800	-	-19,1	detritívoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Hydrophilidae</i> (ad)	<i>Enochrus</i>	5600	13,2	-21,6	recolectores-pacedores-detritívoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Chironomidae</i>	<i>Chironominae</i>	800	-	-20,4	comedores de sustrato-detritívoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Libellulidae</i>	<i>Libellulinae</i>	78000	15,3	-19,6	depredadores	consumidores terciarios
	zoobentos	<i>Notonectidae</i>	<i>Notonecta</i>	39500	15,6	-19,4	depredadores	consumidores terciarios
	zoobentos	<i>Hydrophilidae</i> (l)	<i>Enochrus</i>	600	-	-19,8	depredadores	consumidores secundarios
	zoobentos	<i>Coenagrionidae</i>		7300	15,4	-19,1	depredadores	consumidores terciarios
07/08/2004	plancton	<20 micras		187300	10,3	-14,2	productores	productores
	plancton	20-50 micras		28200	10,8	-12,7	productores	productores
	plancton	50-150 micras		50000	11,7	-18,2	detritívoros-alguivoros	consumidores primarios
	plancton	>150 micras		86300	15,3	-23,6	detritívoros-alguivoros	consumidores primarios
	epibentos	core de 15mm		3113300	8,2	-4,5	productores+detritos	productores
	zoobentos	<i>Hydrophilidae</i> (l)	<i>Enochrus</i>	300	-	-	depredadores	consumidores secundarios
	zoobentos	<i>Libellulidae</i>	<i>Libellulinae</i>	79200	15,2	-21,2	depredadores	consumidores terciarios
	zoobentos	<i>Corixidae</i>	<i>Sigara stagnalis</i> y <i>Cymatia rogenhoferi</i>	17800	15,4	-20,7	detritívoros-depredadores ocasionales	consumidores secundarios
	zoobentos	<i>Hydrophilidae</i> (ad)	<i>Enochrus</i>	11200	13,4	-23,6	recolectores-pacedores-detritívoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Chironomidae</i>	<i>Chironominae</i>	2900	13,2	-25,2	comedores de sustrato-detritívoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Ephydridae</i>		100	-	-	detritívoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Ostracoda</i>		1100	-	-18,8	detritívoros	consumidores primarios
	zoobentos	<i>Coenagrionidae</i>		15300	16,5	-20,8	depredadores	consumidores terciarios

La bibliografía consultada para clasificar los organismos en función de sus hábitos tróficos se detalla en la siguiente tabla:

Tabla 8.3. Bibliografía consultada para conocer los hábitos tróficos de los organismos de Carralagroño.

Taxón	Bibliografía
Rotíferos	Pontin, 1978; Braioni y Gelmini, 1983;
Cladóceros	Amoros, 1984; Margaritora, 1985;
Copépodos	Margalef, 1953; Dussart, 1967; Stella, 1982; Stella, 1984;
Ostrácodos	Ghetti y McKenzie, 1981;
Limnephilidae	Needham y Needham, 1978; Moretti, 1983; Wallace et al., 1990;
Chironomidae	Ferrarese y Rossaro, 1981; Rossaro, 1982; Ferrarese, 1983;
Oligochaeta	
Hydrophilidae	Gordon y Post, 1965; Pirisinu, 1981;
Helophoridae	Gordon y Post, 1965; Pirisinu, 1981;
Ephydriidae	
Stratiomyidae	
Ceratopogonidae	
Turbelaria	
Corixidae	Reynolds, 1975; Eriksson et al., 1980; Savage, 1981; Murillo y Recasens, 1986; Stonedahl y Lattin, 1986; Reynolds y Scudder, 1987; Peckarsky et al., 1990; Nieser et al., 1994;
Notonectidae	Stonedahl y Lattin, 1986; Peckarsky et al., 1990; Nieser et al., 1994; Gilbert y Burns, 1999; Hampton et al., 2000;
Odonata	Carchini, 1983;

Para asignar categorías tróficas a las diferentes fracciones de plancton se identificaron las especies que se encontraban en cada uno de los rangos de tamaño. El resultado se muestra en la tabla 8.4.

Tabla 6.4. Composición específica de cada una de las fracciones de plancton de diferente tamaño.

plancton	
fracción	composición
<20 micras	fitoplancton
20-50 micras	fitoplancton
50-150 micras	<i>Lecane lamellata</i> (R), <i>Keratella quadrata</i> (R), <i>Nauplius</i> (Co)
>150 micras	<i>Arctodiaptomus salinus</i> (Co), <i>Cletocampus retrogressus</i> (Co), <i>Daphnia mediterranea</i> (CI), <i>Alona salina</i> (CI), <i>Dunhevedia crassa</i> (CI)

De algunas de las especies capturadas y posteriormente identificadas y separadas no fue posible obtener valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ debido a su escasa biomasa (*Turbelaria*, *Helophorus*, larvas de *Enochrus* y *Ephydriidae*). En otros casos, la biomasa únicamente fue suficiente para obtener el valor de $\delta^{13}\text{C}$ (*Oligochaeta*, *Orthocladinae*, *Ostracoda*,

etc.) (tabla 8.2). Estos resultados de $\delta^{13}\text{C}$ que no van apareados con ninguno de $\delta^{15}\text{N}$ se representan en la figura 8.9.

En las figuras 8.2.A y 8.2.B se representan los resultados obtenidos para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los principales organismos estudiados en la laguna. En la figura 8.2.A, cada punto corresponde a los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de una muestra en una fecha determinada, mientras en la figura 8.2.B, se representan los valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ y su desviación estándar para cada fracción o cada especie en el caso de los macroinvertebrados.

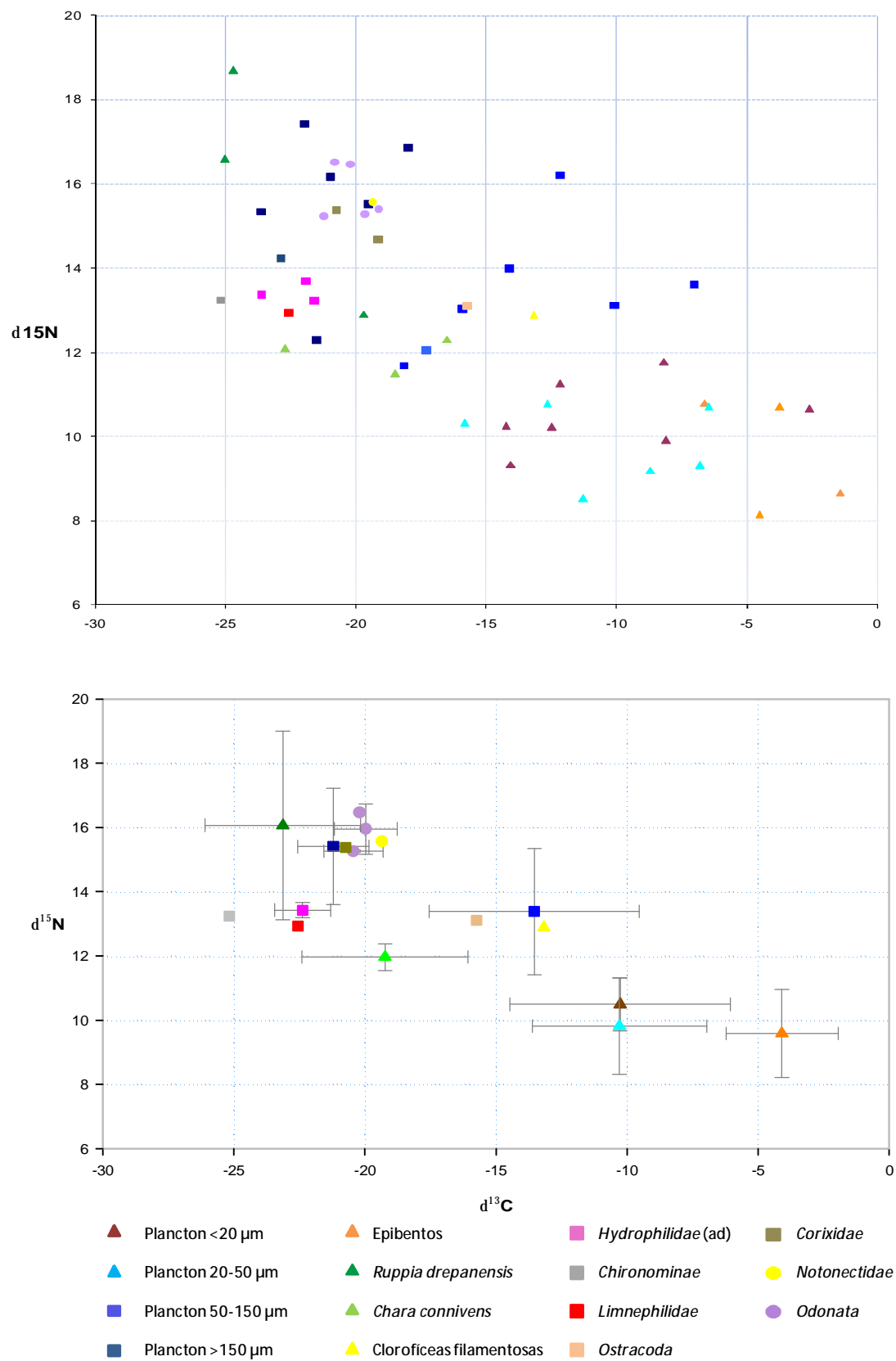


Figura 8.2. A) Valores de $\delta^{13}\text{C}$ frente a $\delta^{15}\text{N}$ de los organismos de Carralagroño en el ciclo hidrológico 2003/04. B) Valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ frente a $\delta^{15}\text{N}$ de los organismos de Carralagroño en el ciclo hidrológico 2003/04 y sus desviaciones estándar.

8.3.1. Estructura y composición de la red trófica: $\delta^{15}\text{N}$

Se utilizaron dos estrategias complementarias, basadas en el fraccionamiento del ^{15}N , para tratar de describir la estructura de la red trófica y el papel que los diferentes organismos juegan en ella (figura 6.3). En primer lugar, se partió de los valores de fraccionamiento trófico obtenidos por otros autores que se observan en la bibliografía (Minagawa y Wada, 1984; Post, 2002) para establecer los diferentes niveles tróficos que ocupan los organismos en Carralagroño según los resultados de $\delta^{15}\text{N}$, e intentar entender cómo sus posiciones pueden cambiar a lo largo del tiempo. Posteriormente, sobre la base de los hábitos alimentarios descritos por diversos autores para cada una de las especies identificadas en Carralagroño, se asignaron niveles tróficos a cada una de ellas y se estableció una relación entre dichos niveles y los valores medios calculados de $\delta^{15}\text{N}$. De dicha relación se obtuvieron valores de fraccionamiento trófico de $\delta^{15}\text{N}$ para la red de Carralagroño.

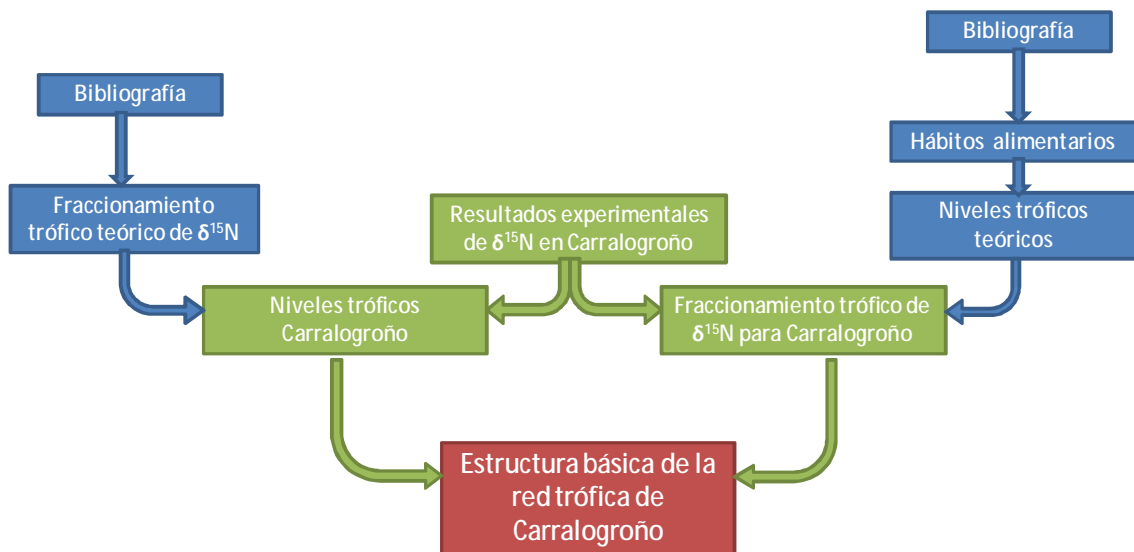


Figura 8.3. Esquema de las estrategias complementarias basadas en los resultados de $\delta^{15}\text{N}$ seguidas para describir la estructura de la red trófica de la laguna de Carralagroño.

8.3.1.1. Descripción de niveles tróficos a partir del fraccionamiento teórico

Se observó una tendencia general a incrementarse el $\delta^{15}\text{N}$ a medida que se ascendía en la red trófica, comportamiento que reflejan multitud de publicaciones científicas consultadas (de Niro & Epstein, 1981; Peterson & Fry, 1987; Fry, 1991; Yoshii *et al.*, 1999; Doi *et al.*, 2006). Sin embargo, resultaba difícil cuantificar dicho enriquecimiento de manera global, ya que los datos correspondían a momentos muy diferentes a lo largo del ciclo hidrológico. Se representaron sólo los valores de $\delta^{15}\text{N}$ respecto al tiempo (figura 8.4), para ser capaces de observar de una manera más clara el fraccionamiento que se producía entre los distintos organismos en los diferentes muestreos.

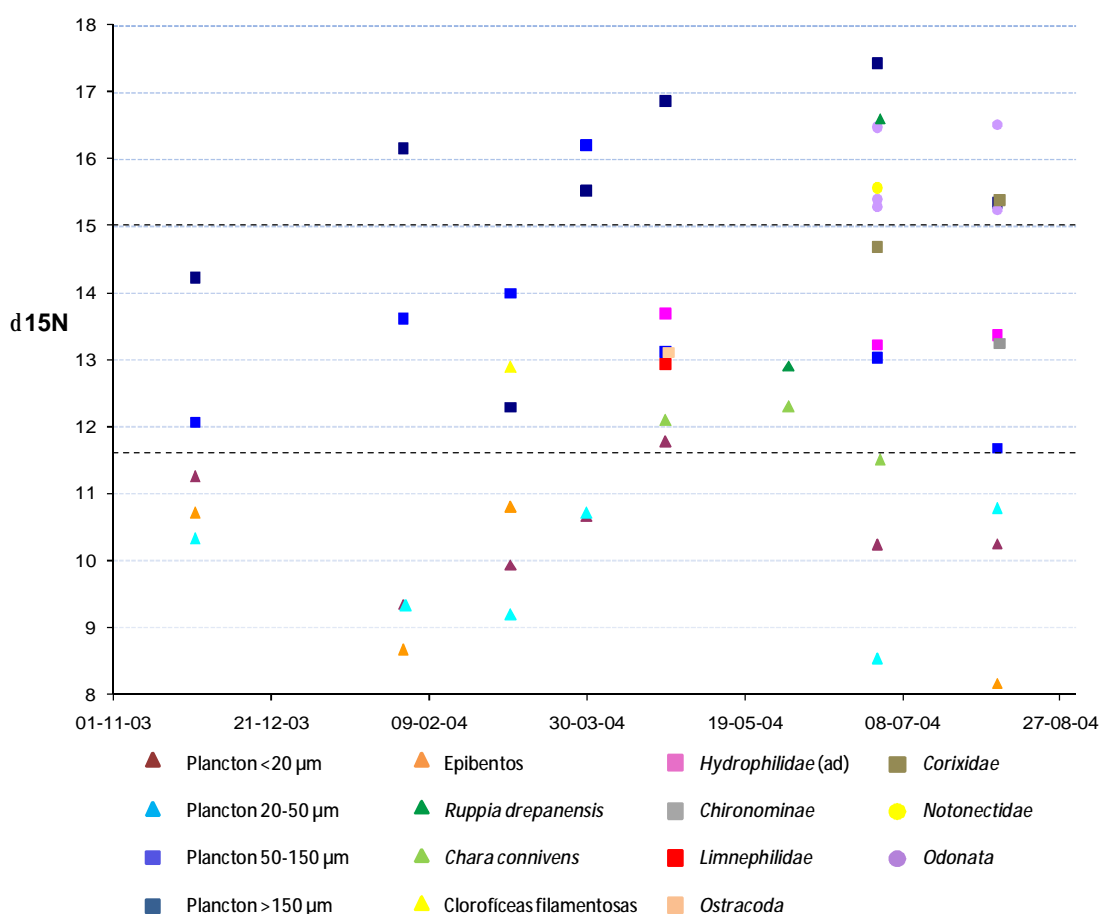


Figura 8.4. $\delta^{15}\text{N}$ en los organismos de la laguna de Carralagroño durante el ciclo hidrológico 2003/04.

Se llevó a cabo una observación exhaustiva de los resultados valor de $\delta^{15}\text{N}$ medidos en los organismos de la laguna para tomar como punto de partida el valor de fraccionamiento que se ajustara mejor a la red trófica. Para realizar una primera aproximación, con el objetivo de explorar los resultados obtenidos, se consideró que el valor de enriquecimiento teórico al que mejor se adaptaba la representación gráfica de los valores y al conocimiento previo de las fracciones y especies presentes en la laguna (figura 8.4) era 3,4‰ (Minagawa y Wada, 1984, Post, 2002). Las líneas horizontales discontinuas de la figura 8.4 se corresponden con los niveles tróficos teóricos que resultan de dicha asunción. En un primer escalón trófico, con valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre 8,2‰ y 11,6‰, únicamente se situaron productores primarios (triángulos) y, de hecho, la mayor parte de los productores primarios algales mostraron valores dentro de dicho rango: El 100% de las muestras de la fracción entre 20µm y 50µm del plancton filtrado en columna (triángulos azul turquesa), el 85,7% de las muestras analizadas de plancton inferior a 20µm (triángulos púrpura), y el 100% de las muestras de epibentos, que estaban compuestas por fitobentos y detritos (triángulos naranjas).

En el segundo nivel trófico (entre 11,6‰ y 15‰) nos encontramos con una diversidad mayor de organismos, tanto desde un punto de vista estructural como funcional. En primer lugar, en dicho segundo nivel aparecieron aún algunos productores primarios. Las muestras analizadas del macrófito *Chara connivens* (triángulos verde claro) tomaron valores promedio de 12,0‰, lo que les situó en la parte más baja de este segundo escalón teórico. También se pudieron observar en esta franja una muestra de *Ruppia drepanensis* (triángulos verde oscuro), otra de *Cladophora fracta* (triángulo amarillo) y una de plancton inferior a 20µm (triángulo púrpura). En segundo lugar, se ubicaron en este rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ el 85,7% de las muestras de zooplancton de 50µm y 150µm. Se observó que a este intervalo de tamaños pertenecían organismos zooplanctónicos fundamentalmente herbívoros o detritívoros, como fases juveniles (nauplios) del calanoide *Arctodiaptomus salinus* y del harpacticoide *Cletocampus retrogressus*, y pequeños rotíferos como *Keratella quadrata* y *Lecane lamellata*, que se alimentan por filtración de microalgas y bacterias (Pontin, 1978; Braioni y Gelmini, 1983). Se emplazaron también en este escalón trófico varios taxones de invertebrados no carnívoros. Entre ellos estaban individuos del orden *Ostracoda*, que se consideran, en general, detritívoros o barredores de fondo (Ghetti y Mckenzie, 1981), *Chironomidae* de la subfamilia *Chironominae*, que son descritos como comedores de sustrato-detritívoros, *Hydrophilidae* adultos del género *Enochrus*, que son recolectores-pacedores detritívoros, y *Limnephilidae*, cuya alimentación les clasifica como recolectores o filtradores detritívoros-alguívoros (ver tabla 8.3). Ligeramente por encima de éstos, ya en el límite con el siguiente nivel trófico teórico, se situaron individuos de la familia *Corixidae* pertenecientes a dos especies: *Sigara stagnalis* y *Cymatia rogenhoferi*. Ambos se definen en función de sus hábitos tróficos como detritívoros-depredadores ocasionales (ver tabla 8.3), y se alimentan tanto de algas y

plantas muertas y restos de origen animal, como de pequeños crustáceos vivos e incluso larvas de insectos en caso de necesidad. Aunque la alimentación detritívora es la más generalizada para esta familia (Savage, 1981), hay evidencias que sugieren que muchas especies son depredadoras, o al menos parcialmente (Stonedahl y Lattin, 1986). La mayoría de sus presas vivas forman parte del zooplancton, pero también se han citado algunos invertebrados como por ejemplo *Oligochaeta*, larvas de *Chironomidae* o *Ephemeroptera* como parte de su dieta (Reynolds, 1975). Muchos *Corixidae* son parcialmente escarbadores y parcialmente depredadores. Ésta parece ser la estrategia dominante en los *Corixidae* de las lagunas salinas de La Columbia Británica (Canadá) (Reynolds, 1975). Ingieren detritos, material vegetal y macroinvertebrados, por lo que pueden considerarse verdaderos omnívoros. Murillo y Recasens (1986) observaron que, en experimentos de laboratorio, *S. lateralis* se alimentaba de larvas de insectos (*Cloëon sp.* y *Culex sp.*) muertas y pequeños crustáceos (*Heterocypris sp.* o *Daphnia sp.*) vivos, y que, cuando se les somete a un ayuno suficientemente prolongado, llegan a cazar larvas de insectos. Por tanto, llegaron a la conclusión de que se trataba de una especie principalmente zoófaga, como presumían que podrían ser gran parte de las especies de la familia *Corixidae*. Varias especies del género *Cenocorixa* procedentes de lagos salinos muestran también hábitos carnívoros-detritívoros. Se alimentan de zooplancton (*Ceriodaphnia* y *Diaptomus*), tanto vivo como muerto, y de larvas vivas de *Chironomidae* (Reynolds y Scudder, 1987). De este modo, estos organismos podrían enmarcarse en el grupo de consumidores secundarios dentro de la red trófica general de la laguna de Carralagroño. Otros grupos de potenciales consumidores secundarios estaban presentes en la laguna (*Ceratopogonidae*, larvas de *Enochrus*, *Dolichopodidae*, *Turbellaria*) aunque su composición isotópica de nitrógeno (a diferencia en algunos casos de la de Carbono) no pudo analizarse por no contar con una cantidad suficiente de biomasa tras el proceso de secado y homogeneizado.

El último escalón presenta valores de $\delta^{15}\text{N}$ que oscilan entre 15‰ y 18‰, y los organismos que se enmarcaron en él se catalogaron como consumidores primarios y terciarios. Una de las fracciones que presentó valores en este rango fue el plancton de mayor tamaño (>150µm), constituido básicamente por los copépodos *Arctodiaptomus salinus* y *Cletocampus retrogressus*, y por los cladóceros *Daphnia mediterranea*, *Alona salina* y *Dunhevedia crassa*. Los copépodos se alimentan básicamente de fragmentos de restos orgánicos y detritos (Margalef, 1953; Dussart, 1967; Stella, 1982 y Stella, 1984). Los cladóceros filtran el agua y retienen por filtración o toman del fondo finas partículas orgánicas, bacterias y algas unicelulares (Amoros, 1984; Margaritora, 1985). Por tanto, todos ellos son consumidores primarios. A partir del mes de junio, se situaron en este escalón algunos taxones de macroinvertebrados consumidores terciarios como *Notonectidae* del género *Notonecta* o larvas de tres familias de Odonatos (*Libellulidae*, *Lestidae* y *Coenagrionidae*). Todos ellos depredan sobre otros consumidores, tanto primarios como secundarios (ver tabla 8.3).

Observando la variación temporal de los organismos que constituyen la red trófica de Carralagroño, se pudo apreciar un incremento progresivo de complejidad en la composición de la misma. En los primeros meses del ciclo hidrológico la biota de Carralagroño estaba constituida por algas bentónicas y planctónicas y por organismos planctónicos que se encontraban en el escalón de los consumidores primarios (capítulo 4). Una vez comenzado el invierno, dentro de los organismos del zooplancton, se diferenciaron ya macrozooplancton (adultos y juveniles de *Arctodiaptomus salinus* y *Cletocampus retrogressus*, *Daphnia mediterranea*, *Alona salina* y *Dunhevedia crassa*) y mesozooplancton (nauplios de *Arctodiaptomus salinus* y *Cletocampus retrogressus*, *Keratella quadrata*, y *Lecane lamellata*). Los organismos que constituyen ambas fracciones de tamaño pertenecen todos ellos al nivel trófico de los consumidores primarios, ya que se alimentan de restos orgánicos de algas, macrófitos y también de origen animal (ver tabla 8.3). En las dos campañas del mes de marzo, ambas fracciones se situaron en el mismo escalón, pero a partir del comienzo de la primavera se produjo un distanciamiento claro entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de ambas, situándose la fracción de macrozooplancton muy por encima de la de mesozooplancton. Fue también a partir del mes de abril cuando comenzaron a aparecer en la laguna los macroinvertebrados bentónicos. En primer lugar aparecieron, una vez comenzada la primavera, los consumidores primarios (*Enochrus* (*Hydrophilidae*) adultos, *Chironomidae* de las subfamilias *Chironominae* y *Orthocladiinae*, *Ostracoda* y *Limnephilidae*), que se sitúan en el segundo escalón trófico, y secundarios, de los cuales no se contó con biomasa suficiente para los cálculos isotópicos. Posteriormente, ya comenzado el verano, se tuvo como único representante de los consumidores secundarios a la familia *Corixidae*, representada por las especies *Sigara stagnalis* y *Cymatia rogenhoferi*, que se situó según sus valores isotópicos en el límite entre ambos escalones. Por fin a partir de finales del mes de junio se observó la presencia de los primeros consumidores terciarios (*Odonata* y *Notonectidae*), algunos de los cuales continuaron hasta el mes de agosto, siempre con valores de $\delta^{15}\text{N}$ más enriquecidos que los de sus presas.

8.3.1.2. Ajuste a niveles tróficos y cálculo de fraccionamiento a partir de hábitos alimentarios.

El uso de niveles tróficos discretos para definir la estructura y dinámica trófica de las comunidades tiene ciertas limitaciones a la hora de detectar las interacciones más complejas o los casos de omnivoría que abundan en la mayoría de ellos, sobre todo en los niveles tróficos altos (France, 1997). Sin embargo, empleados como primera aproximación, permiten definir y caracterizar de manera simple el papel que desempeñan los organismos e inferir los valores medios de fraccionamiento que se dan entre los diferentes niveles.

Tabla 8.5. Agrupación de las diferentes fracciones o taxones por niveles tróficos en función de sus preferencias de dieta.

Número	Nivel trófico	Fracciones o Taxones
4	Consumidores terciarios	<i>Notonectidae</i> , <i>Libellulidae</i> , <i>Coenagrionidae</i> y <i>Lestidae</i>
3	Consumidores secundarios	<i>Corixidae</i> , <i>Hydrophilidae</i> (larvas), <i>Dolichopodidae</i> , <i>Ceratopogonidae</i> , <i>Turbelaria</i>
2	Consumidores primarios	Plancton 50µm-150µm, Plancton >150µm, <i>Ostracoda</i> , <i>Chironominae</i> , <i>Hydrophilidae</i> (adultos) y <i>Limnephilidae</i>
1	Productores primarios (y detritos)	Epibentos, <i>Cladophora fracta</i> , <i>Chara connivens</i> , <i>Ruppia drepanensis</i> , Plancton <20µm y Plancton 20µm-50µm

Los datos obtenidos y la bibliografía consultada acerca de las costumbres tróficas de los organismos sugieren la existencia de un máximo de cuatro niveles tróficos en la laguna de Carralagroño al final del ciclo hidrológico. Esta cifra parece alcanzarse tras un incremento gradual de complejidad de la red, a la que van sumándose organismos tanto al nivel de productores como al de consumidores primarios, secundarios o terciarios. Partiendo de esta hipótesis, se pudo agrupar a los organismos de Carralagroño en función de su papel trófico en el ecosistema, asignando a cada nivel trófico un número del 1 al 4 (Yoshii et al., 1999). Estos niveles fueron asignados en función de los grupos alimentarios funcionales a los que pertenecen los organismos según la literatura específica en cada caso (ver tabla 8.3), y se denominaron Productores primarios, Consumidores primarios, Consumidores secundarios y Consumidores terciarios (tabla 8.5).

Dentro del grupo de los productores primarios, se incluyeron: las dos especies de macrófitos presentes en la laguna, el epibentos (fitobentos + detritos), el *bloom* de *Cladophora fracta*, y las dos fracciones de plancton cuyo tamaño era menor de 50µm. En la fracción denominada Consumidores primarios se incluyeron varios taxones que corresponden a organismos con alimentación básicamente detritívora (ver tabla 8.3) (*Ostracoda*, *Chironominae* (*Chironomidae*), adultos del género *Enochrus* (*Hydrophilidae*) y *Limnephilidae*) además de las dos fracciones de plancton mayores de 50µm. Los individuos que se identificaron en el plancton mayor de 50µm y menor de 150µm fueron copépodos en el estadio de nauplio, y rotíferos como *Lecane lamellata*. En el plancton mayor de 150µm aparecieron sobre todo copepoditos y adultos de las dos especies de copépodos presentes, *Arctodiaptomus salinus* y *Cletocampus retrogressus*, así como cladóceros de las especies *Daphnia mediterranea*, *Dunhevedia crassa* y *Alona salina*. Todos ellos presentan una alimentación principalmente detritívora (ver tabla 8.3). Dentro de los Consumidores secundarios se incluyeron *Corixidae*, larvas de *Enochrus* (*Hydrophilidae*), larvas de *Dolichopodidae*, *Ceratopogonidae* y *Turbelaria*.

De todos ellos, únicamente se pudo analizar la composición isotópica del nitrógeno de *Corixidae*, por ser insuficiente para hacerlo la biomasa disponible de los demás taxones. Por último, el nivel de los consumidores terciarios estaba representado por *Notonectidae* y por tres familias del Orden *Odonata* (*Libellulidae*, *Coenagrionidae* y *Lestidae*).

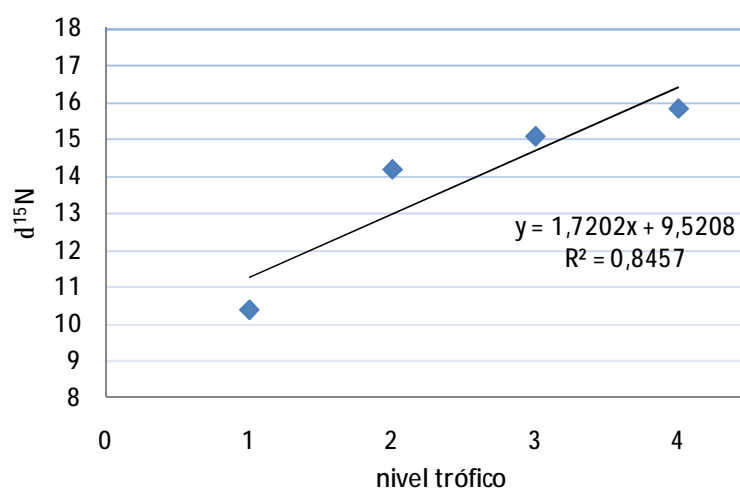


Figura 8.5. Regresión entre los valores medios de $\delta^{15}\text{N}$ de los organismos de Carralagroño y los presuntos niveles tróficos asignados. 1: productores; 2: consumidores primarios; 3: consumidores secundarios; 4: depredadores o consumidores terciarios.

Se procedió entonces a analizar la relación existente entre la presunta pertenencia a un nivel trófico y el valor de $\delta^{15}\text{N}$. Para ello se calculó el valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$ para los organismos de cada nivel trófico teórico. Se observó de este modo que existe una relación directa ($R^2=0,846$, $N=4$, $p=0,080$) entre el nivel trófico y el valor medio de $\delta^{15}\text{N}$, resultando un valor medio de fraccionamiento isotópico trófico de 1,72‰ (figura 8.5).

A pesar de que la regresión no llega a ser estadísticamente significativa ($p>0,05$), el valor de fraccionamiento (1,72‰) vendría a confirmar el signo positivo observado por otros autores (Minagawa y Wada, 1984; Peterson y Fry, 1987; Post, 2002; McCutchan, 2003), aunque con un valor sensiblemente inferior a la mayoría de los de la bibliografía (3,4‰, 3,2‰, 3,4‰, y 2,3‰, respectivamente).

Se pueden distinguir en Carralagroño organismos que por su biología cabe pensar que pertenezcan a dos compartimentos diferentes pero interrelacionados dentro de la red

trófica. Es decir, que podríamos estar hablando de una red trófica compartimentada, entre cuyas subunidades (vías) existen interacciones más débiles que las que se dan dentro de ellas (Begon, 1999). Partiendo de esta premisa, a partir de la clasificación inicial por niveles tróficos se establecieron otras dos en las que se separó a los individuos por su pertenencia a la vía planctónica o a la vía bentónica o detritívora (tablas 8.6 y 8.7). Algunos de los organismos no fueron incluidos en ninguna de las dos vías, y otros se consideraron eslabón o parte de ambas. Respecto a los productores primarios, se excluyeron de la red trófica de la laguna, de cualquiera de sus dos vías, las dos especies de macrófitos presentes (*Chara connivens* y *Ruppia drepanensis*) y *Cladophora fracta*. En la laguna de Carralagroño en particular, y en los sistemas acuáticos de este tipo en general, el papel de los macrófitos vivos como fuente de materia orgánica para organismos animales no es muy importante debido a la escasa digestibilidad de la celulosa para la mayoría de las especies (Margalef, 1983). Los macrófitos y las algas filamentosas pasan a formar parte de la red trófica cuando mueren y se transforman en detritos. Éstos sí constituyen la base de la alimentación de varias especies de macroinvertebrados y crustáceos, y en el caso del presente trabajo se encuentran contenidos en las muestras denominadas “epibentos”.

Tabla 8.6. Agrupación de las diferentes fracciones o taxones de la red trófica planctónica por niveles tróficos en función de sus preferencias de dieta.

RED TRÓFICA PLANCTÓNICA		
Número	Nivel trófico	Fracciones o Taxones
4	Depredadores o Consumidores terciarios	<i>Notonectidae</i>
3	Consumidores secundarios	<i>Corixidae</i>
2	Consumidores primarios	Plancton 50µm-150µm, Plancton >150µm
1	Productores primarios	Plancton <20µm y Plancton 20µm-50µm

En la vía planctónica (tabla 8.6) se incluyeron los individuos que se mueven a través de la columna de agua, y cuyo alimento procede mayoritariamente de organismos o partículas que forman parte del plancton. Además de las cuatro fracciones separadas por tamaño del plancton, se incluyeron la familia *Corixidae* (representada por *Sigara stagnalis* y *Cymatia rogenhoferi*) como consumidores secundarios y la familia *Notonectidae* (género *Notonecta*) como consumidores terciarios. Tanto *Corixidae* como *Notonectidae* son organismos que tienen que subir periódicamente a la superficie a tomar aire de la atmósfera (Tachet, 2002), por lo que tienen gran habilidad a la hora de bucear por la columna de agua. Gracias a esto, una parte importante de su alimentación la constituyen organismos planctónicos (Reynolds, 1975; Stonedahl y Lattin, 1986; Murillo y Recasens, 1986; Reynolds y Scudder, 1987). En sistemas en que por el motivo que sea no hay peces, los *Corixidae* pueden llegar a ser los superdepredadores, ejerciendo un importante papel en la regulación de las comunidades de zooplancton

(Eriksson *et al.*, 1980). Respecto a la familia *Notonectidae*, los organismos pequeños de dicho grupo son capaces de comer Cladóceros, Copépodos y Rotíferos (preferentemente >150µm y de cuerpo blando). Además, y a medida que aumenta su tamaño con más intensidad, son depredadores de *Chironomidae*, *Ostracoda*, larvas de *Odonata*, *Ephemeroptera*, larvas de *Coleoptera*, *Corixidae* e incluso otros *Notonectidae* (Stonedahl y Lattin, 1986; Alonso, 1998; Gilbert y Burns, 1999).

Tabla 8.7. Agrupación de las diferentes fracciones o taxones de la red trófica bentónica por niveles tróficos en función de sus preferencias de dieta.

RED TRÓFICA BENTÓNICA		
Número	Nivel trófico	Fracciones o Taxones
4	Consumidores terciarios	<i>Notonectidae</i> , <i>Libellulidae</i> , <i>Coenagrionidae</i> y <i>Lestidae</i>
3	Consumidores secundarios	<i>Corixidae</i> , <i>Hydrophilidae</i> (larvas), <i>Dolichopodidae</i> , <i>Ceratopogonidae</i> , <i>Turbellaria</i>
2	Consumidores primarios	<i>Ostracoda</i> , <i>Chironominae</i> , <i>Hydrophilidae</i> (adultos), <i>Limnephilidae</i>
1	Productores primarios (y detritos)	Epibentos (fitobentos, detritos de macrófitos, <i>Cladophora fracta</i> , fitoplancton y zooplancton o zoobentos muerto)

En la vía bentónica o detritívora se incluyeron los organismos para los que la base de la alimentación son restos orgánicos que obtienen en general del fondo de la laguna y los que se alimentan de estos últimos (tabla 8.7). Los primeros suelen ser taxones con escasa capacidad de movimiento a través de la columna de agua, es decir, organismos estrictamente bentónicos como *Oligochaeta*, *Chironominae* o *Limnephilidae*. Dentro de los consumidores secundarios y terciarios de esta vía bentónica hay organismos que poseen una dieta mixta planctónica-bentónica, como *Corixidae* y *Notonectidae*, y otros que se alimentan de invertebrados asociados al fondo de la laguna, como *Ceratopogonidae*, larvas de *Odonata*, o larvas de *Enochrus* (*Hydrophilidae*).

Una vez asignados los niveles tróficos y separados los organismos por vías tróficas, se procedió a analizar de nuevo el grado de ajuste de los nuevos valores medios de $\delta^{15}\text{N}$ a los cuatro niveles tróficos teóricos (figura 8.6). Los parámetros de la regresión según la cual los valores de $\delta^{15}\text{N}$ se ajustarían a los niveles tróficos teóricos asignados variaron ligeramente al separar a las fracciones o taxones por vías tróficas ($R^2=0,784$, $p=0,115$, $N=4$ para la vía planctónica y $R^2=0,905$, $p=0,049$, $N=4$ para la bentónica), de modo que la única regresión que resultó ser estadísticamente significativa, con una $p<0,05$, es la que se obtuvo de los resultados de los organismos de la vía bentónica.

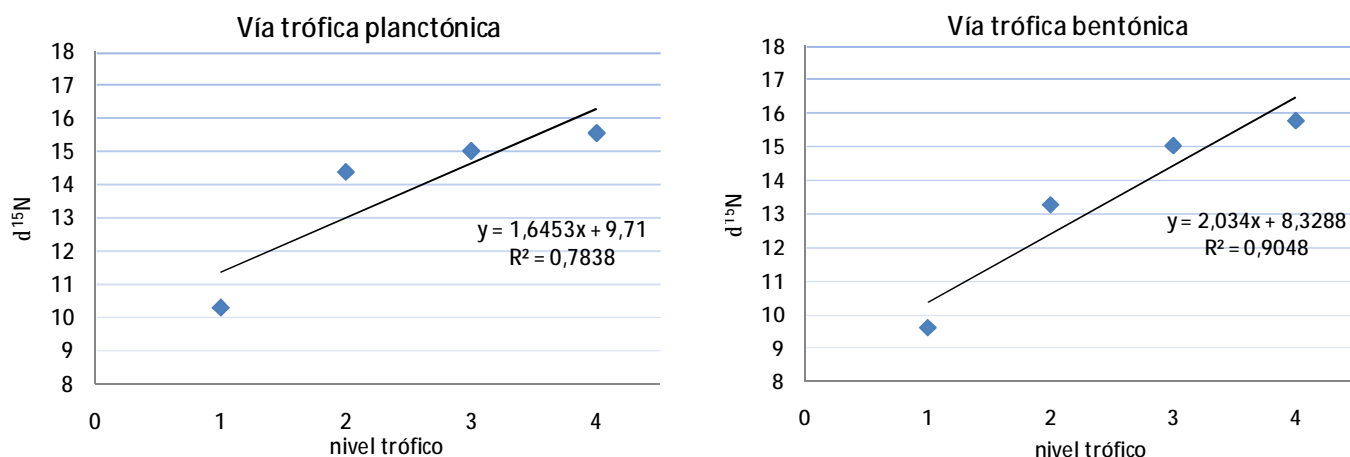


Figura 8.6. Regresiones por vías tróficas (planctónica y bentónica) entre los valores medios de $\delta^{15}\text{N}$ de los organismos de Carralagroño y los presuntos niveles tróficos asignados. 1: productores; 2: consumidores primarios; 3: consumidores secundarios; 4: depredadores o consumidores terciarios.

El valor de fraccionamiento del Nitrógeno mostró una ligera variación al discriminar a los organismos por vías tróficas. La vía trófica planctónica presentó un fraccionamiento para el nitrógeno entre niveles tróficos ligeramente menor (1,65‰) que el que se obtuvo de la red trófica global (1,72‰), y la bentónica ligeramente más alto (2,03‰). Comparando en detalle ambas regresiones (figura 8.6) vale la pena mencionar que tanto los productores como los consumidores primarios de la vía trófica planctónica presentaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ más enriquecidos que los de la vía bentónica (10,3‰ y 14,4‰ frente a 9,6‰ y 13,3‰). Además, la diferencia entre los consumidores primarios y los secundarios fue mucho menor para la vía planctónica que para la bentónica (0,6‰ frente a 1,7‰).

Tanto en las representaciones de las vías tróficas (planctónica y bentónica) por separado, como en la de la red trófica global de la laguna, se observó que el valor más alto de fraccionamiento se daba entre los productores primarios y los consumidores primarios (4,1‰, 3,7‰ y 3,8‰, respectivamente). El valor medio de fraccionamiento entre los tres niveles de consumidores fue inferior (0,59‰, 1,26‰ y 0,82‰, respectivamente).

En la representación de los valores medios de $\delta^{15}\text{N}$ de cada grupo trófico en cada fecha, aunque la relación no es tan directa, sí se observó la tendencia general ya mencionada a incrementarse el valor de $\delta^{15}\text{N}$ al subir de escalón trófico, es decir, el fraccionamiento

positivo esperado entre unos organismos y aquéllos de los que según la bibliografía se alimentan (figura 8.7). En este caso también se observaron los diferentes grados de fraccionamiento que se producían en las distintas transferencias entre los cuatro niveles de la red trófica establecidos. El fraccionamiento que se dio entre productores y consumidores primarios fue siempre mayor que el observado entre los distintos niveles de consumidores.

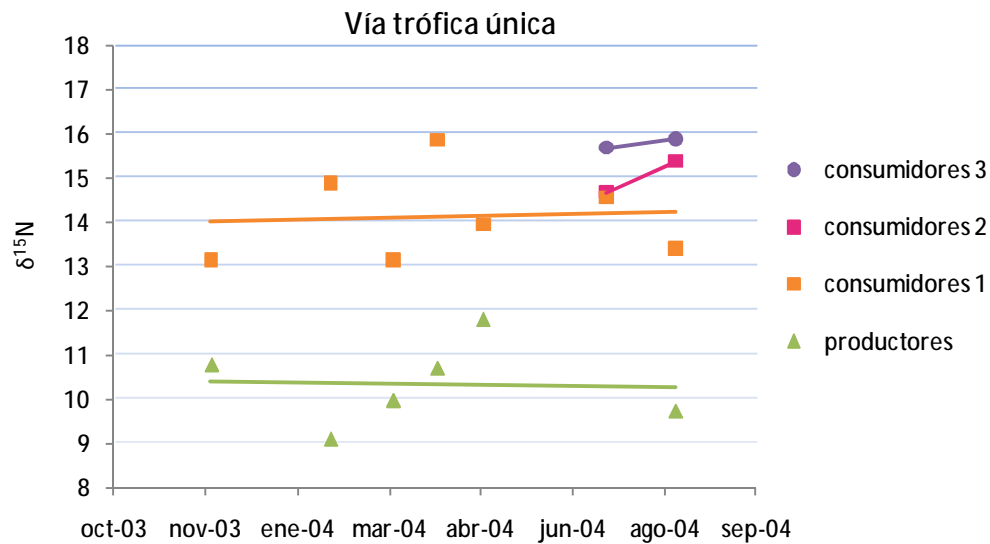


Figura 8.7. Valores medios de $\delta^{15}\text{N}$ de los organismos de Carralagroño por grupos tróficos en las diferentes campañas de muestreo.

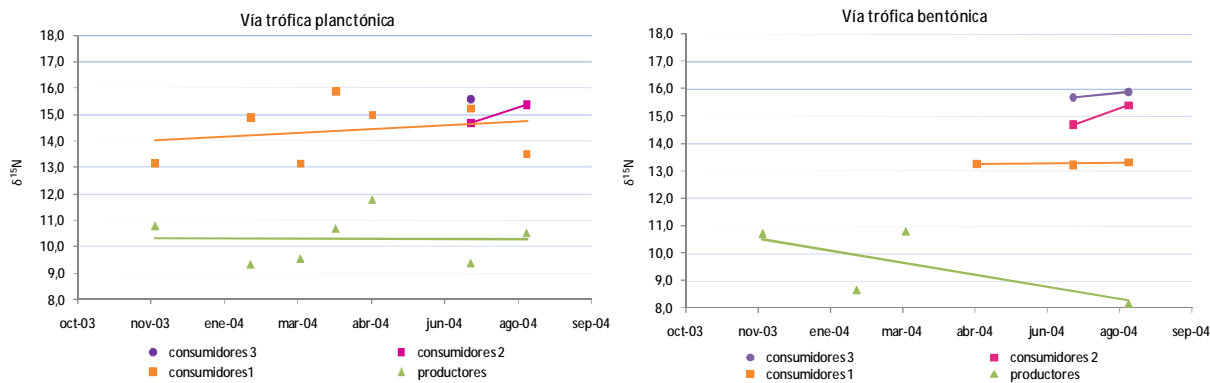


Figura 8.8. Valores medios de $\delta^{15}\text{N}$ de los organismos de Carralagroño separados en dos vías tróficas y clasificados por grupos tróficos en las diferentes campañas de muestreo.

Haciendo esta misma representación con los datos de las dos vías tróficas (planctónica y bentónica) por separado, se comprobó que los niveles tróficos en la vía planctónica quedaban mucho menos definidos respecto al valor de $\delta^{15}\text{N}$ que en la vía trófica bentónica, sobre todo los de consumidores, apareciendo al mismo nivel los consumidores primarios y secundarios, y muy poco por encima los terciarios (figura 8.8).

Se realizaron varios análisis de tipo Anova univariante para comprobar si las diferencias entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los organismos de los diferentes niveles tróficos resultaban estadísticamente significativas. Para establecer diferencias entre grupos se empleó un Test a posteriori de Tukey. Sólo se obtuvo significación estadística ($P < 0,01$) en las diferencias entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre los productores y el resto de los niveles, tanto en la red trófica global como en las vías planctónica y bentónica. Además, se observó que en la vía bentónica, en contraste con lo que ocurría en la planctónica, eliminando los datos de los productores del análisis, las diferencias en el $\delta^{15}\text{N}$ entre los consumidores primarios y los demás (secundarios y terciarios) mostraban una significación estadística de $p < 0,01$.

8.3.2. ¿Qué información adicional aportan los resultados de $\delta^{13}\text{C}$?

En la figura 8.9 se representan los resultados de $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos para las diferentes fracciones y organismos de Carralagroño a lo largo del ciclo hidrológico 2003/2004.

Se observó una tendencia general a disminuir los valores de $\delta^{13}\text{C}$ a medida que se ascendía en la red trófica, sobre todo entre las fracciones planctónicas, lo cual no se ajustaba a lo esperado según la literatura científica consultada (Peterson y Fry (1987); de Niro y Epstein (1978)).

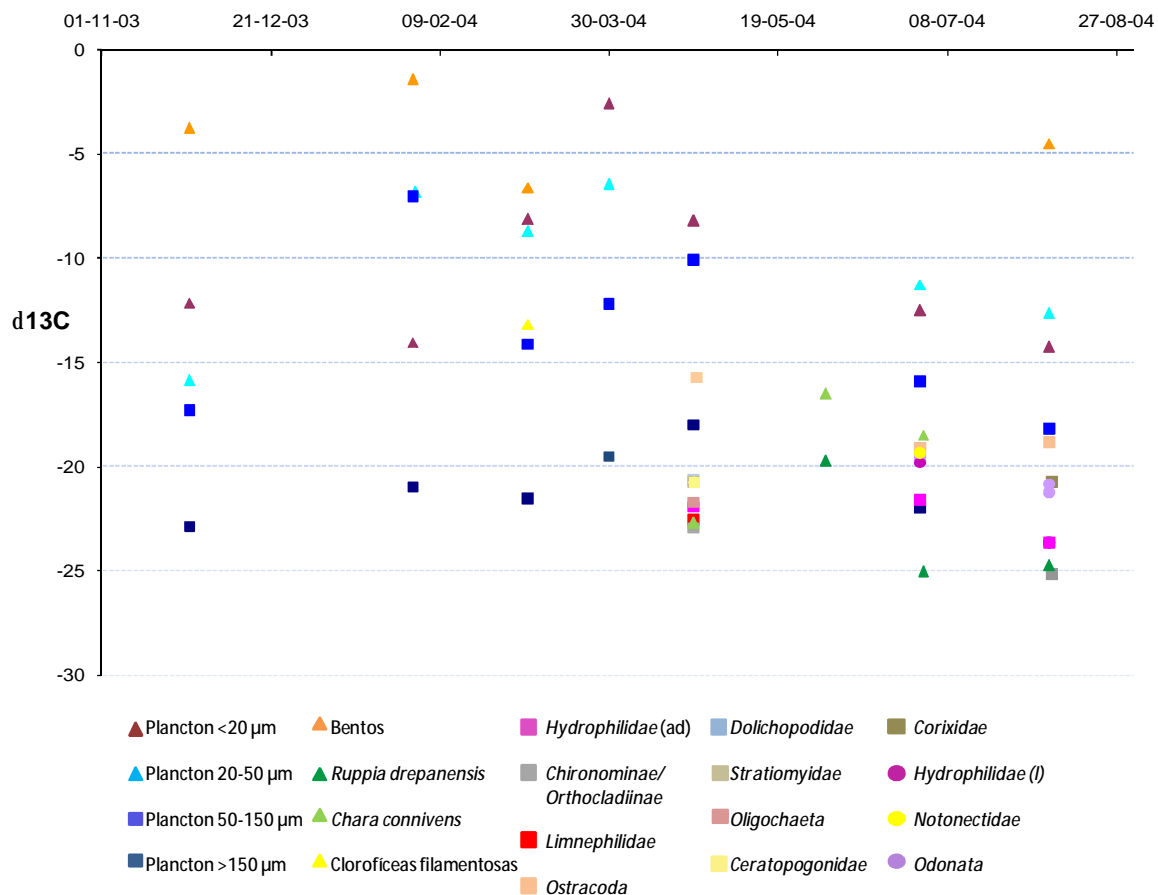


Figura 8.9. $\delta^{13}\text{C}$ en los organismos de la laguna de Carralagroño durante el ciclo hidrológico 2003/04.

El fraccionamiento observado entre las dos fracciones de plancton de tamaño intermedio (entre 50 y 150µm y entre 20 y 50µm) en las campañas de invierno fue prácticamente nulo, y a partir del mes de marzo presentó un valor medio de -5,3‰ con una desviación estándar de 0,48‰, es decir, también puede decirse que se mantuvo aproximadamente constante el fraccionamiento trófico entre ellas, aunque el valor obtenido se alejara de lo esperado. A partir de la campaña del mes de abril, con la llegada de los macroinvertebrados, que presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ en general inferiores (más negativos) al bentos y a los organismos del plancton, pudo observarse un aparente empobrecimiento en ^{13}C del plancton. Sólo en las dos campañas de verano, el valor de $\delta^{13}\text{C}$ de los organismos planctónicos de más de 150µm fue menor (más negativo) que el de la mayoría de los macroinvertebrados.

Sólo a partir del mes de abril se empezaron a dar comportamientos respecto al fraccionamiento depredador-presa de los isótopos de Carbono más acordes con los que se encuentran en la literatura (de Niro y Epstein, 1978; Rau, 1980; Gu *et al.*, 1994). Estos patrones se pudieron observar en dichas fechas entre los individuos del zoobentos, que fueron separados por taxones, aunque también se puede incluir al macrozooplancton, como se representa en la figura 8.10.

Entre los macroinvertebrados (figura 8.10), en el mes de abril, varias familias de Dípteros consumidores secundarios (*Ceratopogonidae*, *Dolichopodidae* o *Stratiomyidae*) se situaron por encima (con valores menos negativos de $\delta^{13}\text{C}$) de familias de consumidores primarios como *Oligochaeta*, *Enochrus* (adultos), *Limnephilidae* y *Orthoclaudiinae*. En el mes de junio, los individuos de la comunidad de macroinvertebrados clasificados como consumidores terciarios (*Notonectidae*, *Coenagrionidae*, *Libellulidae*), así como *Corixidae* y las larvas de *Enochrus* (consumidores secundarios), mostraron valores de $\delta^{13}\text{C}$ superiores (menos negativos) a los de *Chironominae*, adultos de *Enochrus* y macroplancton (consumidores primarios) e incluso ligeramente menos negativos que *Lestidae*, que en principio es un consumidor terciario. En agosto, los $\delta^{13}\text{C}$ de las larvas de Odonatos (*Libellulidae* y *Coenagrionidae*) (consumidores terciarios) y los de las larvas de *Corixidae* (consumidores secundarios) presentaron valores superiores a los de los adultos de *Enochrus*, las muestras de macroplancton y las larvas de *Chironominae* (consumidores primarios).

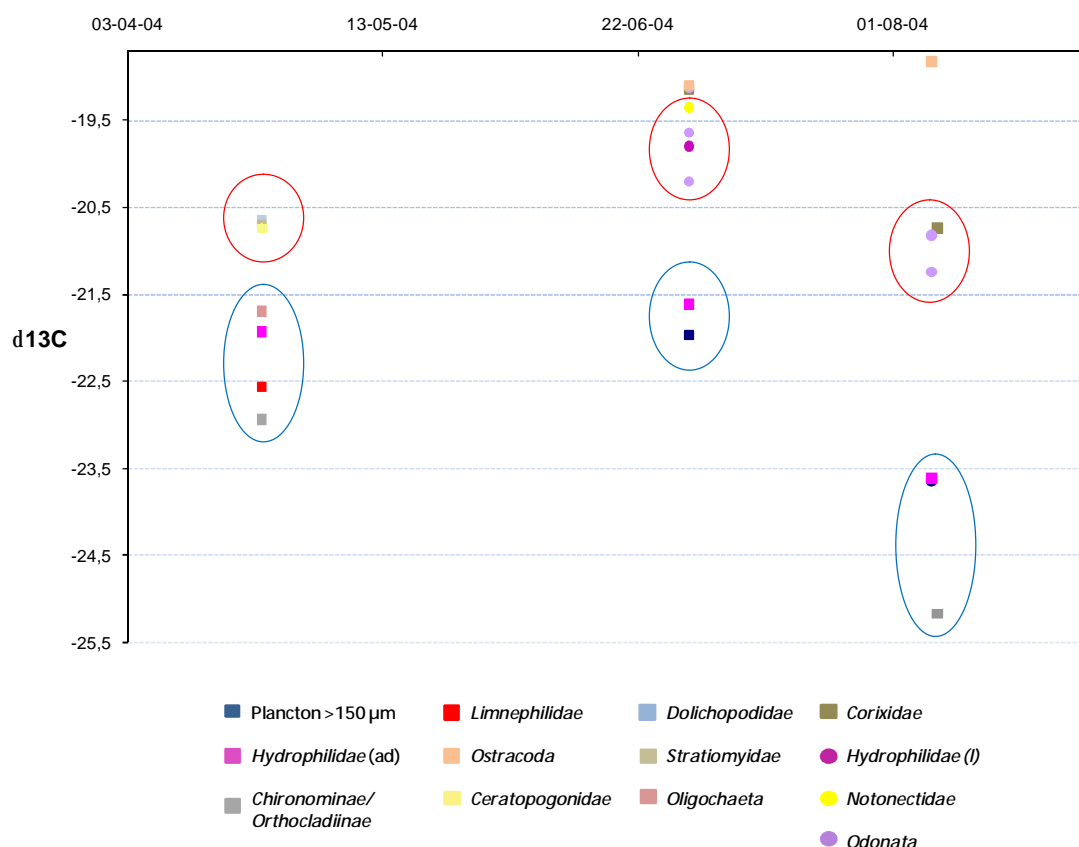


Figura. 8.10. Fraccionamiento trófico del $\delta^{13}\text{C}$ en primavera y verano del ciclo 2003/04 entre los consumidores primarios, secundarios y terciarios de la laguna de Carralagroño. Los consumidores secundarios y terciarios están redondeados en rojo y los consumidores primarios en azul.

En las dos campañas de verano, fue posible hacer un análisis más exhaustivo de los resultados que tenían que ver con el fraccionamiento del Carbono entre los consumidores terciarios o secundarios y sus presas. Como ya se ha comentado, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ que se midieron para los invertebrados depredadores en dichas fechas fueron siempre superiores (menos negativos) a los de las presas que era esperable que ingirieran. Es decir, el fraccionamiento entre ambos fue siempre positivo (figura 8.11). Se observa que la variación entre los valores de fraccionamiento dependía más de la presa que del depredador, midiéndose en el mes de junio valores medios de 0,89‰ si las presas eran *Lestidae*, 1,04‰ si eran *Chironominae* (*Chironomidae*), y próximos a 2,48‰ cuando se trataba de macrozooplankton (>150μm). Los valores de fraccionamiento de Carbono observados para los depredadores de la familia *Lestidae* respecto a sus presas (macrozooplankton) en junio, fueron ligeramente inferiores a los medidos para los demás depredadores (1,77‰ respecto a 2,66‰ de promedio). Es de destacar también un incremento notable del fraccionamiento del mes de junio al de

agosto entre los depredadores que permanecieron en la laguna en agosto (*Libellulidae*, *Coenagrionidae* y *Corixidae*) y las presas *Chironomidae*, aumento que no ocurrió respecto a las presas que constituían el macrozooplankton, para las cuales el fraccionamiento depredador-presa del Carbono se mantuvo constante entre las dos campañas de verano. En el caso del fraccionamiento de Carbono que se dio entre los depredadores representados y los individuos de la familia *Lestidae* capturados en el mes de junio, no se pudo comprobar si se producía un incremento en la campaña siguiente, puesto que no se capturaron individuos de la familia *Lestidae* en el mes de agosto.

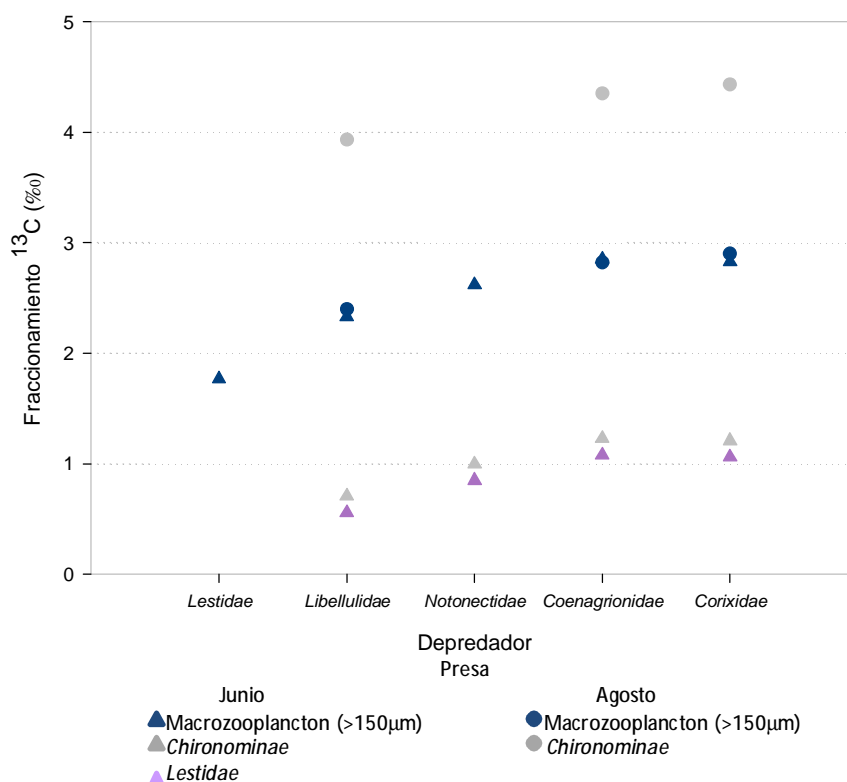


Figura 8.11. Valor del fraccionamiento isotópico del ^{13}C en los meses de verano, en el último escalón de la cadena trófica de Carralagroño, y en función de los diferentes depredadores y sus presas.

Volviendo a utilizar los niveles tróficos asignados en función de las costumbres alimenticias de los organismos (tabla 8.2), se aparearon los valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ de los organismos de cada nivel trófico con su nivel (productores, consumidores primarios, consumidores secundarios y consumidores terciarios) (figura 8.12).

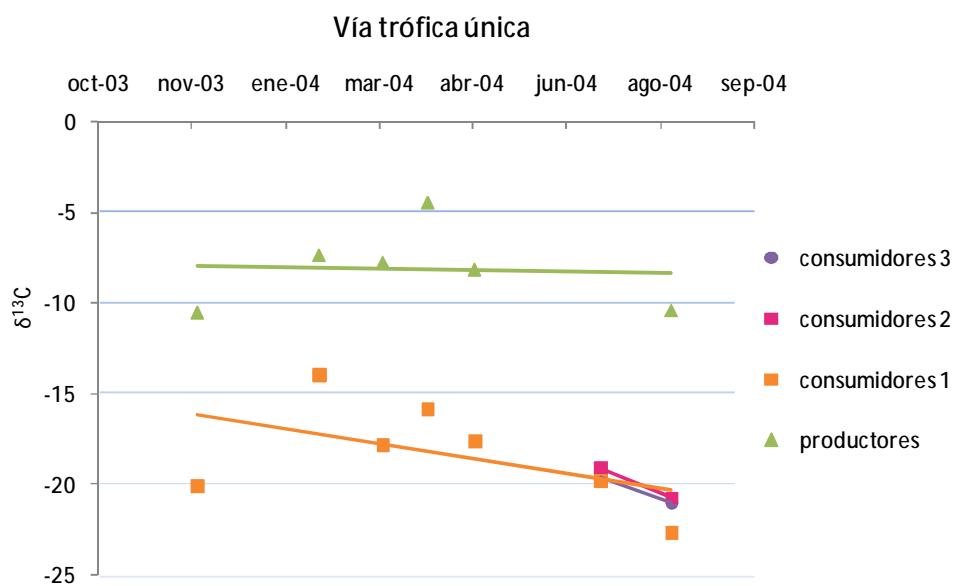


Figura 8.12. Valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ de los organismos de Carralagroño por grupos tróficos en las diferentes campañas de muestreo.

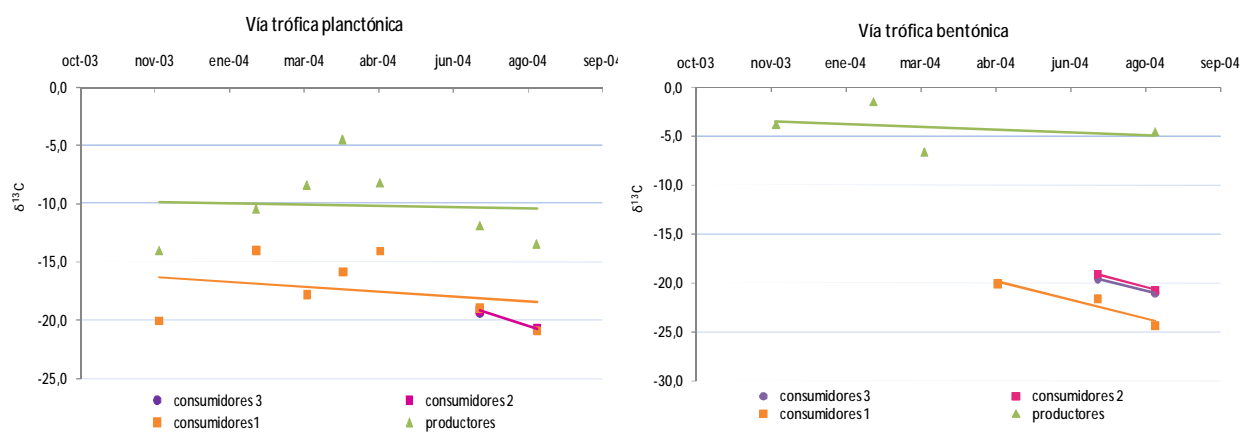


Figura 8.13. Valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ de los organismos de Carralagroño separados en dos vías tróficas y clasificados por grupos tróficos en las diferentes campañas de muestreo.

Al igual que para los valores de $\delta^{15}\text{N}$, se realizaron varios análisis de tipo Anova univariante para comprobar si las diferencias entre los valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ de los organismos de los diferentes niveles tróficos resultaban estadísticamente significativas. Para establecer posibles diferencias entre grupos se empleó un Test a posteriori de

Tukey. Sólo se obtuvo significación estadística en las diferencias entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los productores y del resto de los niveles, con una $p < 0,01$, tanto en la red trófica global como en las vías planctónica y bentónica por separado (figura 8.13). A pesar de estas diferencias, no puede olvidarse que los valores de los productores se mantuvieron siempre por encima (menos negativos) que los de los consumidores, lo que a priori no tiene sentido. Las diferencias significativas observadas entre los diferentes niveles de consumidores para los resultados de $\delta^{15}\text{N}$ en la vía bentónica no se manifestaron para el $\delta^{13}\text{C}$. Sin embargo, se observó de nuevo que los valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ de los consumidores primarios se situaron por debajo de los de secundarios y terciarios, es decir, resultaron ser más negativos.

8.4.Discusión

Las relaciones tróficas que se establecen entre los organismos en la laguna de Carralagroño varían, como sucede en cualquier ecosistema, en función de los organismos presentes en cada momento del ciclo hidrológico. El número y composición de los eslabones de la red se ve influido por factores como la hidrología de la laguna, la temperatura, la luz, los nutrientes o las preferencias de dieta. Al tratarse de un sistema que no conserva la lámina de agua durante todo el año, la variable temporal va a tener mucho peso en la composición de la comunidad y en la estructura de la red trófica, que, como es lógico, van a sufrir muchas transformaciones ligadas a los cambios físico-químicos inherentes al ciclo hidrológico de una laguna temporal.

La práctica totalidad de las muestras que corresponden a productores primarios se encuentran en la base de la red trófica, aunque existe cierta variabilidad dentro de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ medidos en ellas. Al igual que sucede para el carbono, el origen del nitrógeno inorgánico que utilizan los organismos determina su composición isotópica. Comparado con el ^{13}C , se sabe mucho menos sobre los factores que influyen en las variaciones de $\delta^{15}\text{N}$ en los niveles más bajos de las redes tróficas (Vander Zanden y Rasmussen, 1999). La materia orgánica alóctona procedente de la vegetación de ribera (*Phragmites australis* y *Scirpus maritimus*) y de los cultivos adyacentes (hojas de vid, *Vitis spp.*) que se descompone en la laguna por acción de los microorganismos, puede ser una fuente importante de nutrientes (Cole *et al.*, 2002) para los productores primarios en la laguna de Carralagroño (figura 8.14).



Figura 8.14. Restos de vegetación de ribera (*Phragmites australis* y *Scirpus maritimus*) y de los cultivos (hojas de vid) en descomposición en las orillas de la laguna de Carralagroño en diciembre de 2008.

También los diferentes sistemas de captación de dichos nutrientes conllevan variaciones en el fraccionamiento. Los procesos de transformación del Nitrógeno como la desnitrificación o la amonificación ocurren en la interfase agua-sedimento, pobre en oxígeno. Estos procesos llevan asociado un fraccionamiento del nitrógeno, dando lugar a una fuente de nitrógeno inorgánico enriquecido en ^{15}N disponible para ser captado por los productores primarios (Wada y Hattori, 1978; Macko y Estep, 1985). En el caso de los productores de Carralagroño, el único patrón generalizable para la totalidad del ciclo hidrológico es que los valores isotópicos de los macrófitos se sitúan siempre por encima de los del fitoplancton y de los del bentos respecto al $\delta^{15}\text{N}$ y por debajo respecto al $\delta^{13}\text{C}$, siendo las diferencias más acentuadas para *Ruppia* que para *Chara*. Estas diferencias pueden explicarse por el hecho de que, en general, al poseer un sistema de raíces más desarrollado que *Chara*, *Ruppia* tiende a absorber más nutrientes del sedimento (Kufel y Kufel, 2002), que es donde se encuentra el nitrógeno más enriquecido en el isótopo pesado. La presencia de las muestras de *Chara connivens* y de algunas muestras de otras fracciones de productores (*Cladophora fracta*, *Ruppia drepanensis* o fitoplancton $<20\mu\text{m}$) en la parte más baja del segundo escalón trófico teórico, pone de manifiesto que los límites definidos entre escalones son meramente orientativos, y en ningún caso puede ser tan rígidos en la naturaleza.

Como se observa en la figura 8.4, los organismos que constituyen el plancton mayor de $50\mu\text{m}$ no permanecen durante todo el ciclo hidrológico en el mismo escalón trófico teórico. Desde un punto de vista teórico, los cambios de escalón trófico que tienen lugar por parte de las fracciones de plancton mayor de $50\mu\text{m}$ pueden deberse a que los organismos que las formaban hayan aumentado su tamaño, hayan cambiado de dieta, su dieta haya variado su composición isotópica, o hayan sido sustituidos por otros. Aunque no es posible confirmar ninguna de estas hipótesis con seguridad, las observaciones realizadas en campo permiten extraer ciertas conclusiones interesantes. Los organismos que forman parte del zooplancton mayor de $150\mu\text{m}$ durante el ciclo 2003/2004, presentan una alimentación parecida, en lo que respecta al valor de $\delta^{15}\text{N}$, a la alimentación de los que se sitúan entre 50 y $150\mu\text{m}$, (compuesta por detritos, algas, bacterias y partículas en suspensión), por lo que deberían presentar valores de $\delta^{15}\text{N}$ similares. Sin embargo, durante todas las campañas en las que se realizó el seguimiento, exceptuando las del mes de marzo, la fracción de plancton de mayor tamaño ($>150\mu\text{m}$) presenta un fraccionamiento positivo respecto a la de tamaño intermedio ($50\mu\text{m}$ - $150\mu\text{m}$) que aproximadamente se mantiene (Media=3,38; SD=0,84; N=6), sobre todo a partir del mes de abril. Una posible explicación se basaría en que los organismos del plancton de más de $150\mu\text{m}$ son capaces de ingerir partículas en suspensión o detritos de mayor tamaño que el zooplancton más pequeño. El origen de ambos tipos de detritos puede ser diferente, y por tanto, su señal isotópica probablemente también, pero esta hipótesis es difícil de comprobar. Por otra parte, a partir de la campaña de finales de marzo pudieron quedar atrapados en el tamiz de $150\mu\text{m}$ organismos de mayor tamaño y que en principio no forman parte del plancton, sino de los macroinvertebrados que se

mueven por la columna de agua, como individuos del orden *Ostracoda* o insectos Heterópteros de la familia *Corixidae*. Ambos taxones estarían provocando un incremento en el valor de $\delta^{15}\text{N}$ respecto al valor de la mayoría los organismos del zooplancton. En este sentido, y sobre todo al centrar nuestra atención sobre ciertas especies que son capaces de desplazarse a lo largo de la columna de agua, cabría pensar que en Carralagroño, al tratarse de una laguna somera, resulta algo forzado distinguir entre zooplancton y zoobentos. Este es un aspecto que influirá de forma importante en los valores de fraccionamiento y que se tratará más en profundidad más adelante.

Respecto a las campañas de principios y finales del mes de marzo, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del plancton mayor de 150 μm son inferiores a los del plancton entre 50 y 150 μm . Estos resultados pueden inducir a confusión. Lo que probablemente ocurrió en este caso es que al haber tomado el agua directamente de la laguna para verterla sobre la columna de tamices, en el tamiz de 150 μm quedaron retenidos organismos que no necesariamente pertenecían a la fracción consumidora del plancton. Podría haber algún consumidor primario bentónico (que como se observa en abril presentan valores de $\delta^{15}\text{N}$ más bajos), o, con mayor probabilidad, fragmentos de algas filamentosas del grupo de las *Cladophora fracta*, ya que estamos hablando de los momentos del ciclo en los que el bloom de *Cladophora fracta* se encontraba en su clímax (marzo-2004), y existía una alta densidad de flóculos o tapetes macroscópicos flotantes en el agua de la laguna.

Exceptuando a los individuos de la familia *Corixidae*, los organismos consumidores que se sitúan en el segundo escalón trófico teórico son bien planctófagos o bien detritívoros, o bien las dos cosas. Tanto los que se alimentan de plancton, como los que lo hacen de carbono procedente de restos orgánicos de origen animal y vegetal, muestran valores de $\delta^{15}\text{N}$ inferiores a los de los organismos que se alimentan de otros animales. Sin ir más lejos, se observa que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ alcanzados por *Corixidae* son ligeramente más altos que los de los organismos planctívoros y detritívoros, situándose en el límite entre el segundo y el tercer escalón trófico. Como ya se ha mencionado, la dieta de las dos especies de *Corixidae* identificadas en Carralagroño se basa en detritos animales y vegetales, pequeños crustáceos vivos e incluso larvas vivas de insectos.

Se observa que el cambio brusco en la estructura y composición de la red trófica de la laguna, sobre todo en lo que a los consumidores se refiere, se produce a partir del mes de abril. Es en esa fecha en la que aparecen en la laguna los invertebrados bentónicos que van a ocupar los niveles de consumidores primarios, secundarios y terciarios en la red trófica. Estos organismos se desarrollan progresivamente en la laguna, encontrándonos con los primeros consumidores secundarios y terciarios una vez comenzado el verano. Como es lógico, estos depredadores proliferan una vez que en la

laguna hay poblaciones de invertebrados consumidores primarios de los que pueden alimentarse.

Los resultados obtenidos parecen indicar que en la red trófica de la laguna de Carralagroño, debido a su condición de laguna somera, existen multitud de interacciones entre organismos que en otro tipo de sistemas más profundos pertenecerían a diferentes compartimentos. Y esto también debe manifestarse a través de los resultados de los valores isotópicos. Sin embargo, y aunque hay ciertas especies de plancton y bentos que se mezclan en la pequeña columna de agua, de modo que existe una coincidencia espacial, y en algunos casos una interacción trófica, hay ocasiones en las que puede tener sentido clasificar a los organismos en función de la vía trófica a la que esencialmente pertenecen. En este caso, el objetivo era conseguir un buen ajuste de los organismos con sus valores de $\delta^{15}\text{N}$ a los niveles tróficos a los que pertenecen, y al mismo tiempo obtener el valor de fraccionamiento trófico. Mediante la clasificación de los organismos en dos vías tróficas se pretendió comprobar si tanto el ajuste como el fraccionamiento obtenidos para ambas por separado variaban respecto a los de la vía trófica única, y ver qué diseño y qué valores eran los más apropiados para describir el funcionamiento de la red trófica de Carralagroño.

La “p” correspondiente al ajuste de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ a los niveles tróficos establecidos en Carralagroño y a las especies asociadas a ellos no llega a ser estadísticamente significativa ($p=0,080$). La razón principal puede ser el bajo valor de N. Además, puede estar influyendo el hecho de que el uso de categorías tróficas cerradas para “encasillar” a los organismos supone simplificar la compleja estructura de la red trófica. Sin embargo, el ajuste puede considerarse aceptable ($R^2=0,846$). El valor medio obtenido de fraccionamiento trófico para la red trófica global (1,72‰) es más bajo que los observados en la bibliografía (Minagawa y Wada, 1984; Peterson y Fry, 1987; Post, 2002; McCutchan *et al.*, 2003) (3,4‰, 3,2‰, 3,4‰, y 2,3‰, respectivamente). Esta diferencia probablemente se debe a que se trata de una laguna somera en la que los compartimentos no se encuentran tan estrictamente diferenciados como en sistemas más profundos, sino que suelen solaparse entre sí. La importancia de los detritívoros y de los consumidores generalistas u omnívoros, que pueden alimentarse de varios niveles tróficos, puede estar ejerciendo una gran influencia sobre los valores isotópicos, difuminando los niveles tróficos teóricos de los consumidores y disminuyendo el fraccionamiento entre ellos. De hecho, cuando se estudian por separado los valores de los organismos que se incluyen en la vía trófica bentónica, cuyo movimiento por la columna de agua está más limitado, y por tanto sus hábitos tróficos están más restringidos a lo que se encuentra disponible en las proximidades del fondo, el valor medio de fraccionamiento trófico es ligeramente mayor (2,03‰) que el de la vía planctónica (1,65‰) y que el de la red trófica global (1,72‰). Este valor, unido a la mayor homogeneidad encontrada entre los fraccionamientos entre los diferentes niveles

tróficos, que se refleja en el mejor ajuste entre valores de $\delta^{15}\text{N}$ y niveles teóricos ($R^2=0,905$, $p=0,049$, $N=4$), revela una mayor compartimentalización entre los diferentes niveles tróficos en la vía bentónica que en planctónica.

Tanto para las vía trófica planctónica y bentónica como para la red trófica global, se observan diferencias muy importantes entre el fraccionamiento de $\delta^{15}\text{N}$ que se da entre productores y consumidores primarios (4,1‰, 3,7‰ y 3,8‰) y el promedio de fraccionamiento entre consumidores (0,59‰, 1,26‰ y 0,82‰, respectivamente). El fraccionamiento entre los dos primarios niveles se asemeja bastante al 3,4‰ encontrado en la bibliografía (Minagawa y Wada, 1984; Post, 2002), mientras el calculado entre consumidores resulta ser bastante menor. El fraccionamiento de $\delta^{15}\text{N}$ se debe a varias causas, entre ellas a procesos relacionados con el metabolismo del N por parte de los organismos, y puede estar condicionado por la riqueza en nitrógeno de las presas. Según un estudio de Vanderklift y Ponsard (2003), algunas de las causas que más afectan al fraccionamiento son el tipo de excreción, el tipo de nutrición y el tipo de hábitat. De ellas, la que más se debería tener en cuenta en la laguna de Carralagroño es el tipo de nutrición. Dentro de los organismos que excretan amonio, como lo hacen la mayoría de los animales acuáticos, los organismos clasificados como “herbívoros” y aquéllos que basan su nutrición en dietas mixtas presentan un fraccionamiento mayor respecto a su fuente de alimento (aproximadamente 3‰ y 2,5‰, respectivamente) que los carnívoros (aproximadamente 1,5‰) (Vanderklift y Ponsard, 2003). Estas diferencias se observan en Carralagroño, donde, como ya se ha mencionado, los valores de fraccionamiento entre consumidores y productores son mayores en todos los casos que los que se dan entre los diferentes niveles de consumidores. Sin embargo, al no contar con datos acerca de los organismos detritívoros, los resultados referidos por Vanderklift y Ponsard, (2003) pueden no ser totalmente comparables a lo observado en Carralagroño.

A priori, si un organismo consume una dieta pobre en nitrógeno, estará adaptado a una máxima eficiencia en la utilización de ese escaso nitrógeno y a una mínima excreción del mismo, y por tanto su fraccionamiento trófico será mínimo (Vanderklift y Ponsard, 2003). Según esto, y puesto que el fraccionamiento consumidores primarios-productores es ligeramente mayor en la vía trófica planctónica (4,1‰) que en la bentónica (3,7‰), deberíamos pensar que la dieta de los consumidores primarios que forman parte de la vía planctónica (fitoplancton) es más rica en nitrógeno que la de los consumidores primarios de la vía bentónica (detritos y fitobentos). Esto mismo se invierte si observamos el fraccionamiento entre consumidores primarios y secundarios: el de la vía bentónica es aproximadamente tres veces superior al de la vía planctónica (1,7‰ frente a 0,6‰), por lo que cabe esperar que la proporción de nitrógeno de los consumidores primarios bentónicos sea superior a la de los planctónicos.

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los dos niveles tróficos inferiores muestran un mayor enriquecimiento en el isótopo pesado del nitrógeno (^{15}N) para los organismos de la vía planctónica respecto a los de la vía bentónica. Dichos valores tienden a igualarse en los niveles tróficos superiores, principalmente debido a los organismos que se incluyeron en ambas vías tróficas, pero posiblemente también porque la dieta en dichos niveles presenta en cualquiera de las vías tróficas un mayor grado de heterogeneidad y las estrategias de los consumidores un mayor nivel de oportunismo. Algunos autores se refieren a este incremento de la omnivoría al ascender en la red trófica (Peters, 1977; Sprules y Bowerman, 1988; Polis, 1991; France, 1997).

Los niveles tróficos en la vía trófica planctónica quedan mucho menos definidos respecto al valor de $\delta^{15}\text{N}$ que en la vía trófica bentónica, sobre todo los de consumidores, apareciendo al mismo nivel los consumidores primarios y secundarios, y muy poquito por encima los terciarios. El nivel de los consumidores primarios de la vía planctónica lo constituyen organismos muy dispares. Pequeños rotíferos como *Lecane lamellata* y copépodos como el calanoide *Arctodiaptomus salinus* se clasifican dentro de este mismo nivel. Ambos son consumidores primarios y su alimentación está principalmente constituida por detritos, bacterias y partículas en suspensión. Sin embargo, muy probablemente las partículas que son capaces de ingerir unos y otros diferirán bastante en cuanto al tamaño y por consiguiente, en muchos casos, en cuanto a la procedencia. Probablemente por eso dentro de este grupo se da una heterogeneidad importante en cuanto a los valores isotópicos, y también por eso se sitúan al mismo nivel que los consumidores secundarios (*Corixidae*), que poseen una dieta mixta.

La composición y abundancia de las cuatro fracciones de plancton diferenciadas (<20 μm , 20 μm -50 μm , 50 μm -150 μm y >150 μm) va cambiando a medida que las distintas especies atraviesan sus sucesivos estadios larvarios o simplemente cambian de tamaño. Al variar la composición de cada una de dichas fracciones, obviamente varía también su función en el ecosistema, y por tanto su composición isotópica. Además, un mismo organismo puede cambiar su composición isotópica en función de las condiciones del ambiente que le rodea, principalmente debido a cambios en la fuente de la que obtiene el carbono o el nitrógeno. Y, por si esto fuera poco, en general los consumidores seleccionan su fuente de alimento de la totalidad de elementos que entran dentro de una fracción determinada, pudiendo encontrarnos con diferencias importantes entre la composición isotópica de dicha presa y la de la fracción en su conjunto a la que pertenece. Esta composición heterogénea de las fracciones de diferentes tamaños de plancton, unida a la selección de alimento, parece ser la causa fundamental de los resultados obtenidos en Carralogoño, que muestran unos valores de fraccionamiento menores a los observados en la bibliografía, que llegan incluso a ser negativos para el carbono.

Al diferenciar a los grupos del plancton exclusivamente por el tamaño, lo que sucede es que coinciden en la misma muestra organismos o partículas de diferente procedencia. Por ejemplo, en los dos tamices de plancton de menor tamaño queda retenida lo que comúnmente se denomina POM (materia orgánica particulada), es decir, que estas muestras no sólo contienen algas, sino que también está presente materia orgánica de origen terrestre o litoral, y que en general presenta valores de $\delta^{13}\text{C}$ superiores a los de las algas. Esto último va a resultar determinante a la hora de explicar el comportamiento isotópico del carbono en los organismos planctónicos de Carralagroño. En primer lugar, se observa una variabilidad importante respecto a los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre productores primarios en función de la fecha (mayor o menor aporte de materia terrestre) y del productor al que nos refiramos. Aunque respecto a la fecha no hay una tendencia que resulte estadísticamente significativa, respecto a los diferentes productores primarios sí se pueden distinguir ($p < 0,001$) en un extremo los valores más bajos (más negativos) de $\delta^{13}\text{C}$, que corresponden a *Ruppia drepanensis*, y en el extremo opuesto los valores más altos (menos negativos), característicos del bentos y del fitoplancton inferior a 50 micras. Tiene sentido que el bentos alcance valores altos de $\delta^{13}\text{C}$, puesto que incluye carbono procedente de detritos. Este carbono, que es reciclado por las algas del fitobentos, se encuentra enriquecido por todas las fracciones anteriores de las que procede. Con valores intermedios de $\delta^{13}\text{C}$ se diferencia un grupo formado por *Chara connivens* y *Cladophora glomerata*.

Respecto al fraccionamiento trófico, lo que sucede es que aunque las presas de una de las fracciones se encuentren en el rango de tamaño inmediatamente inferior, el valor isotópico que se mide en dicha fracción “presa” no corresponde realmente al del alimento del consumidor, sino al conjunto de partículas del mismo tamaño y más enriquecidas en ^{13}C que forman parte del plancton (Meili et al, 1993; France, 1995). Esta situación da como resultado un aparente fraccionamiento negativo del Carbono. Sin embargo, e independientemente de este aparente fraccionamiento negativo, las tres fracciones de plancton experimentan las mismas tendencias crecientes o decrecientes de un muestreo a otro, es decir, cuando una se enriquece o empobrece en un isótopo u otro, las otras dos sufren un cambio equivalente en sus composiciones isotópicas, manteniéndose aproximadamente las diferencias. Los resultados observados para el fraccionamiento de nitrógeno no son negativos, puesto que el fraccionamiento “real” para el nitrógeno es mucho mayor que el de carbono, es decir, tiene una mayor capacidad de discriminación, pero sí son menores de lo esperado. Por tanto, se puede considerar que nuestros resultados se encuentran influidos por una parte un sesgo metodológico basado en el hecho de separar al plancton por tamaños, y por otra, por lo difuso de los compartimentos tróficos en lagunas someras y con casos de omnivoría.

El fraccionamiento negativo del carbono que se observa entre las muestras de zooplancton y microplancton, y que puede ser explicado por la selección de dieta de “sólo algas” dentro de la fracción de pequeño tamaño, no se observa en los niveles tróficos superiores, entre consumidores secundarios o terciarios y consumidores primarios, entre los que se da un fraccionamiento del $\delta^{13}\text{C}$ positivo similar al descrito en otros trabajos (de Niro & Epstein, 1978), de en torno a un 1‰. En este caso se evita el problema de la selección de dieta dentro de una fracción de tamaño que sucedía con el zooplancton, puesto que sabemos exactamente la composición isotópica de los consumidores y de sus posibles presas. Al medir la composición isotópica de los taxones de macroinvertebrados separados previamente no hay posibilidad de que en la muestra analizada existan individuos de otras familias u organismos de otros niveles tróficos, es decir, se puede relacionar directamente un valor isotópico con un organismo concreto.

La figura en la que se representan los valores de fraccionamiento de carbono entre los depredadores y sus diferentes presas en las campañas de verano (figura 8.11) puede estar revelando varias cuestiones. En primer lugar, la existencia de una fracción de consumidores primarios, macrozooplancton ($>150\mu\text{m}$), y dos categorías de consumidores terciarios, una de ellas constituida por *Lestidae*, que servirían de eslabón con los otros consumidores terciarios (*Libellulidae*, *Notonectidae* *Coenagrionidae* y *Corixidae*). Entre estos tres niveles (macrozooplancton - *Lestidae* - Odonatos y Heterópteros) se estaría produciendo un fraccionamiento trófico de aproximadamente un 1‰ en cada transferencia de carbono. Se observa que los individuos de la familia *Lestidae* son posibles presas de las demás familias de Odonatos y de las dos de Heterópteros en el mes de junio, al igual que *Chironomidae*. El macrozooplancton se manifiesta como posible presa de todos los consumidores terciarios, resultando un fraccionamiento trófico para el $\delta^{13}\text{C}$ constante entre ellos entre junio y agosto de en torno a 2,5‰, menor cuando el consumidor terciario es *Lestidae* (1,8‰). Los individuos de la familia *Chironomidae* se situarían en un escalón diferente en función de la campaña de muestreo. En junio presentan valores de fraccionamiento respecto a los grandes Odonatos y Heterópteros en torno al 1‰, situándose al mismo nivel que *Lestidae*. En el mes de agosto se observa un incremento en el fraccionamiento del carbono entre los *Chironomidae* y sus depredadores, alcanzando valores próximos al 4‰. Esto ha podido ocurrir porque en las muestras de junio de *Chironomidae* se capturara algún individuo de la subfamilia *Tanypodinae*, que son consumidores secundarios, a diferencia de los *Chironominae* y *Orthocladiinae*, que son consumidores primarios. Estos *Chironomidae* consumidores secundarios pueden estar ejerciendo también de eslabón entre otros consumidores primarios y los terciarios, al igual que *Lestidae* (figura 8.15).

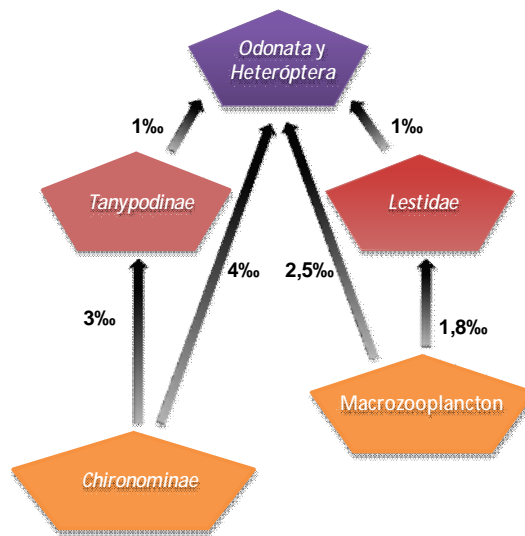


Figura 8.15. Fraccionamiento trófico de $\delta^{13}\text{C}$ entre algunos consumidores en la laguna de Carralagroño.

En general, se puede decir que las proporciones isotópicas de carbono resultan mucho menos útiles para discriminar niveles tróficos que las de nitrógeno. En la bibliografía consultada, el fraccionamiento depredador-presa para el carbono se cuantifica entre 0 y 1‰ (Post, 2002), mientras que los valores para el nitrógeno son más altos (en torno a 3‰, aunque varía según los autores). En una laguna como Carralagroño, en la que se da un gran número de interacciones que hacen difícil establecer compartimentos, los resultados obtenidos de los isótopos de carbono no resultan adecuados para discriminar los diferentes niveles tróficos en la vía planctónica. Respecto a los isótopos de nitrógeno, como el fraccionamiento real entre los niveles tróficos es mayor, resultan más útiles para diseñar la estructura de la red trófica, situando a cada uno de los organismos en la posición adecuada. La composición isotópica del carbono sí resulta ser una buena herramienta para incrementar el grado de precisión en cuanto a las relaciones tróficas, pero sólo entre los organismos consumidores del zoobentos y del macrozooplankton, como se pone de manifiesto en la figura 8.6. El hecho de que el carbono sí resulte útil para discriminar en este caso es una confirmación de que los resultados obtenidos para niveles tróficos inferiores y para organismos planctónicos ponen de relieve un problema metodológico difícil de evitar.

Por último, en la figura 8.16, siguiendo la simbología de E. P. Odum (Odum, 1995), se representa de manera esquemática la composición y la estructura de la red trófica de la

laguna de Carralagroño en su estado de máxima complejidad, que se alcanzaría en la última fase del ciclo hidrológico.

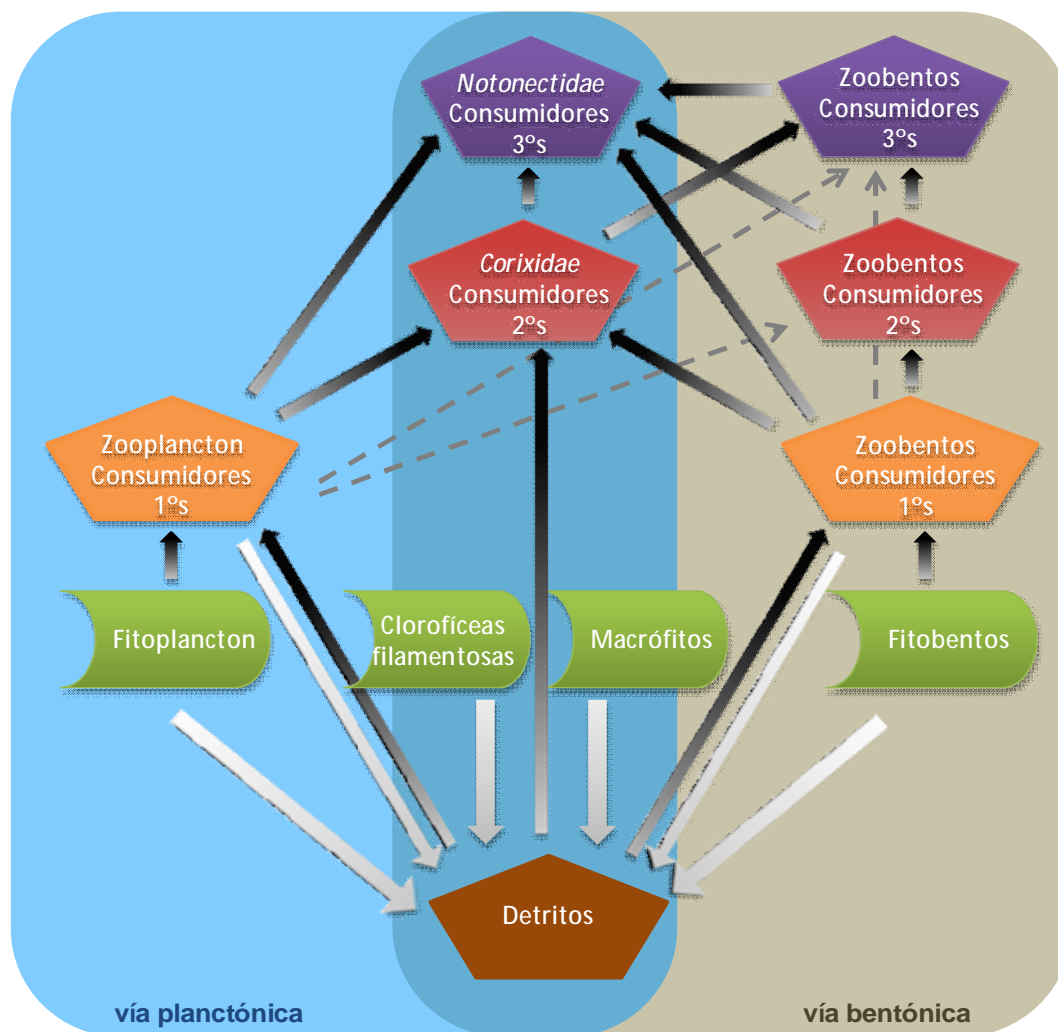


Figura 8.16. Esquema simplificado de la estructura y composición de la red trófica en la laguna de Carralagroño.

En la figura 8.17, se pone de relieve de manera esquemática la evolución de la red trófica de Carralagroño a lo largo del ciclo hidrológico 2003/04.

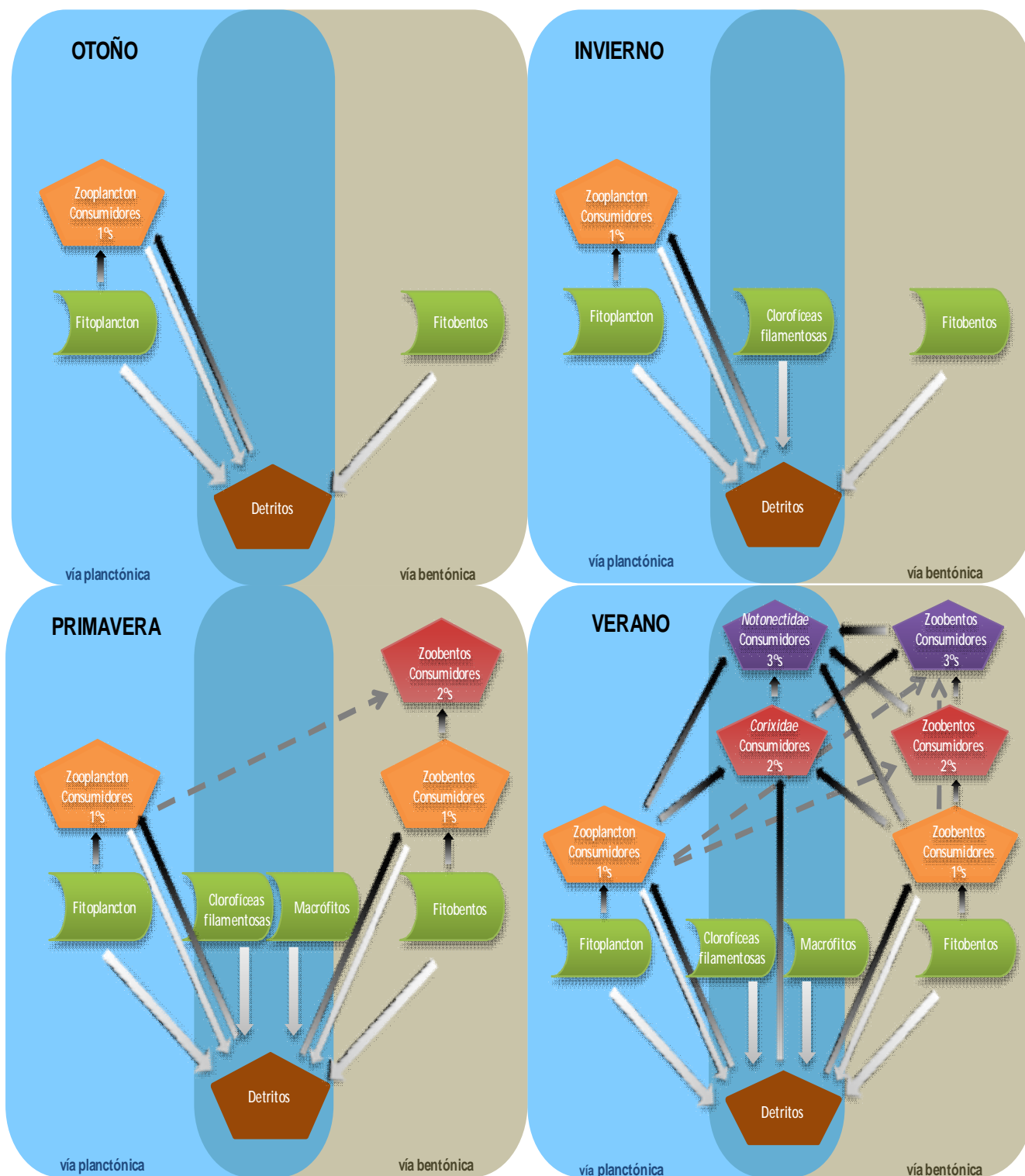


Figura 8.17. Esquema simplificado de la evolución a lo largo de las diferentes estaciones del ciclo hidrológico de la estructura y composición de la red trófica en la laguna de Carralagroño.

Otro concepto interesante al hablar de interacciones y mecanismos de control de la dinámica de las redes tróficas es el de “especie clave”. Una única especie puede ejercer importantes influencias indirectas sobre multitud de otras especies que pertenecen a su mismo nivel trófico o a niveles tróficos por encima o por debajo del suyo (Begon *et al.*, 1999). Pero el concepto de especie clave se refiere a una especie cuya eliminación del sistema al que pertenece provoca cambios significativos (extinciones, graves cambios en la abundancia de varias especies, etc.) extendidos a través de la red trófica, produciendo una comunidad con una composición específica y una apariencia física claramente distintas. Observando la estructura de la red trófica de Carralagroño, podemos aventurarnos a afirmar que las especies de las familias *Corixidae* y *Notonectidae*, debido a la posición que ocupan en la red en los meses de verano, y al gran número de interacciones que mantienen con especies de varios niveles tróficos, podrían ejercer el papel de especies clave en el sistema. Sin embargo, sería necesario confirmar esta hipótesis a través de experimentos de manipulación de la comunidad.

8.5. Conclusiones

- La red trófica de la laguna de Carralagroño está formada, en su momento de máxima complejidad, por cuatro niveles tróficos. La mayor parte de los organismos que viven en la laguna pueden asociarse bien con la vía trófica planctónica o bien con la bentónica, aunque al tratarse de una laguna somera, existen multitud de interacciones que dificultan su clasificación.
- La vía trófica bentónica está más compartimentalizada, lo que permite discriminar más fácilmente los diferentes niveles tróficos, mientras que la estructura de la vía planctónica es más parecida a una red, con múltiples interacciones y casos de omnivoría que difuminan los niveles tróficos.
- Los individuos de las familias *Corixidae* y *Notonectidae* son especies clave en el ecosistema puesto que pertenecen a ambas vías tróficas y las interacciones que gracias a ellos se constituyen permiten mantener la estabilidad del ecosistema.
- Los isótopos de Nitrógeno se revelan como los mejores para mostrar el fraccionamiento y discriminar entre los distintos niveles en la red trófica, pudiendo establecer gracias a ellos la estructura básica de la red trófica de Carralagroño. Los isótopos de Carbono únicamente resultan adecuados para discriminar a los organismos consumidores de la vía trófica bentónica en función de su nivel trófico. Esto se debe por un lado a la selección de dieta de los consumidores planctónicos y por otro lado a que las diferencias isotópicas reales de carbono entre un depredador y su presa son más bajas que las del nitrógeno.
- El valor medio de fraccionamiento de $\delta^{15}\text{N}$ obtenido para la red trófica global de la laguna de Carralagroño es de 1,72‰ ($p=0,08$) mientras el de la vía bentónica es de 2,03‰ ($p=0,049$) y el de la planctónica de 1,65‰ ($p=0,115$). Tanto los productores como los consumidores primarios de la vía trófica planctónica presentan valores de $\delta^{15}\text{N}$ más enriquecidos que los de la vía bentónica. El valor más alto de fraccionamiento se da siempre entre los productores primarios y los consumidores primarios, resultando significativas las diferencias ($p<0,01$). La diferencia entre los consumidores primarios y los secundarios y terciarios sólo resulta ser significativa ($p<0,01$) para la vía bentónica eliminando a los productores del análisis. Estos fraccionamientos entre los consumidores de la vía bentónica se dan también para el $\delta^{13}\text{C}$, observándose valores de fraccionamiento de en torno al 1‰ en cada salto de una presa a su depredador.

**TERCERA PARTE:
DISCUSIÓN GENERAL Y
CONCLUSIONES**

9. DISCUSIÓN GENERAL

El clima y la geología que caracterizan a la región en la que se ubica la laguna de Carralagroño son los dos factores que condicionan, en última instancia, las características de la laguna y los procesos que en ella tienen lugar. Las actividades antrópicas en el entorno de la laguna también pueden estar ejerciendo una influencia fundamental. Los dos primeros aspectos que vienen dados por el clima y la geología son la salinidad y la temporalidad. La geología determina la composición de los flujos subterráneos locales, pero de largo tiempo de residencia en el sustrato, que llegan a la laguna tras disolver los materiales por los que discurren (Gobierno Vasco, 1996). El clima, con precipitaciones de en torno a 450mm y temperaturas extremas, provoca la evaporación y consecuente concentración de sales en la cubeta, y, finalmente, la desecación de la laguna en verano.

La suma total de los iones mayoritarios disueltos en las aguas de Carralagroño da como resultado una salinidad que varía a lo largo de un ciclo hidrológico entre 15 y 76g/l. El valor medio la sitúa en el rango de las aguas mesosalinas (Hammer, 1986), alcanzando siempre en sus condiciones más extremas la hipersalinidad. La composición iónica de sus aguas es clorurado sulfatado sódica magnésica, con una secuencia iónica del tipo $\text{Na}^+-(\text{Mg}^{2+})-\text{Cl}^--\text{SO}_4^{2-}$ (Eugster y Hardie, 1978), al igual que la mayoría de las lagunas salinas españolas (Comín y Alonso, 1988). En estas aguas saladas suele predominar el cloruro sobre el sulfato, y en España esta situación suele ser típica de lagunas endorreicas sometidas a altas tasas de evaporación (Comín *et al.*, 1991).

La composición fisicoquímica de las aguas de Carralagroño está íntimamente relacionada por un lado con la hidrogeología y el clima, y por otro con las comunidades biológicas y con la actividad que desarrollan. Claro ejemplo de esta situación de eslabón es el representado por el pH y el oxígeno disuelto. Ambas variables están totalmente condicionadas por la producción primaria de los organismos de la laguna, pero sus oscilaciones también dependen de las variaciones de profundidad, de concentración iónica y de temperatura que se dan a lo largo del ciclo hidrológico en la columna de agua.

La concentración de nutrientes está muy influida por el hecho de que la cuenca de drenaje de la laguna esté ocupada en un 85% de su superficie por cultivos de viñas. Esto, unido a las alteraciones físicas del terreno, puede contribuir a la eutrofización y a la colmatación de la laguna. De la presencia y concentración de estos nutrientes depende la dinámica de los productores primarios presentes en Carralagroño durante el período de estudio (fitoplancton, fitobentos, bloom de *Cladophora fracta*, y macrófitos). Todos ellos presentan biomasa y actividades biológicas muy diferentes entre sí, pero también variables durante el transcurso del ciclo hidrológico. Un ejemplo es la composición y

abundancia de la comunidad de fitoplancton, que va cambiando a lo largo del año. Las clases fitoplanctónicas principales en la laguna son *Bacillariophyceae* (en cuanto a diversidad y en cuanto a biovolumen) y *Chlorophyceae* (en cuanto a abundancia de células por volumen), presentando también la clase *Chrysophyceae* abundancias importantes en determinados momentos del ciclo hidrológico. En este tipo de sistemas someros, una parte del fitoplancton debe considerarse más bien ticoplancton, ya que muchas de las especies que lo constituyen suelen vivir asociadas a un sustrato, ya sea vegetal, rocoso, o el propio sedimento, pero forman parte del plancton cuando las condiciones concretas del sistema (baja profundidad, resuspensión del sedimento por fenómenos meteorológicos) les obligan a ello (Philibert y Prairie, 2002). En Carralagroño, de las especies de *Bacillariophyceae* que forman parte del plancton, un total de 12 (28%) aparecen también formando parte de las muestras de fitobentos, aunque sólo 3 de ellas (*Cocconeis placentula*, *Navicula veneta* y *Nitzschia constricta*) lo hacen simultáneamente en ambos compartimentos.

Las especies pertenecientes a las clases *Chlorophyceae* y *Chrysophyceae* que aparecen en la laguna, presentan momentos de desarrollo intenso en respuesta a los incrementos de concentración de nutrientes en el agua, tendencia que confirman algunos autores (Leland *et al.*, 2001). Esta respuesta no se observa en el caso de *Bacillariophyceae*. La presencia de los taxones de los tres grupos que se han identificado en la laguna se justifica debido a que coinciden en caracterizarse por un elevado grado de cosmopolitismo y de capacidad de colonización, incluso en ambientes extremos y/o inestables, lo que supone una ventaja frente a las perturbaciones (Fenchel y Finlay, 2004, Kristiansen, 2008, Heino *et al.* 2010). Las especies de la clase *Chlorophyceae* son más abundantes en la laguna en ausencia de macrófitos, mientras que las *Chrysophyceae* suelen ser más frecuentes y abundantes en presencia de los mismos.

Respecto al fitobentos, los géneros mayoritarios de *Bacillariophyceae* presentes en el sedimento de Carralagroño son *Navicula* y *Nitzschia*. Ambos se asocian con la presencia de limos y de contaminación agrícola (Hill *et al.*, 2001), y muestran alta riqueza de especies en sistemas con valores altos de pH y conductividad (Khan, 1993). Muchas de las especies de estos dos géneros, al igual que las otras especies de aparición más frecuente en la laguna, son también cosmopolitas y oportunistas, capaces de soportar un alto estrés ambiental, perturbaciones, altas conductividades o elevadas concentraciones de nutrientes (Willen, 1991, Peletier, 1996, Underwood *et al.*, 1998, De Fabricius *et al.*, 2003, Haubois *et al.*, 2005, Taylor *et al.*, 2007, Hassan *et al.*, 2009). Por todo ello, se ajustan perfectamente a las condiciones propias de Carralagroño.

El fitoplancton es la fracción que más aporta a la producción primaria anual en la laguna, y también en la mayoría de los momentos del ciclo hidrológico. Los valores más altos de clorofila *a* en el agua observados en otoño e invierno, se corresponden con actividad fotosintética elevada por parte del fitoplancton, pero también los valores de producción de finales de primavera, aunque con densidades bajas, son muy elevados. Tanto el fitoplancton, como el fitobentos, como las formaciones de *Cladophora fracta*,

presentan dos picos de producción bastante bien diferenciados a diferentes niveles de irradiancia. En las dos fracciones algales constituidas por diferentes especies, el pico que se observa a valores más bajos de irradiancia alcanza tasas más altas en los meses de invierno, cuando la luz que llega a la laguna es menor, tanto por la propia irradiancia de invierno como por el comienzo de las floraciones algales de *Cladophora fracta*, mientras que el pico que se registra a irradiancias mayores adquiere más importancia en verano, cuando la laguna recibe densidades de fotones más altas. El primero se produce cuando la población de fitoplancton está dominada por especies de la clase *Bacillariophyceae* (ANEXO 2), que suelen ser abundantes en el fitobentos o en el perifiton, pero que en determinadas circunstancias se encuentran en la columna de agua (ticoplancton) concretamente las especies *Nitzschia compressa* var. *compressa*, *Navicula veneta*, *Cocconeis placentula* y *Pleurosigma salinarum*. Por ello, las especies de este grupo, en general, están más adaptadas a asimilar carbono a valores bajos de irradiancia, así como a temperaturas menores y en momentos de turbulencia (Willen, 1991). Por el contrario, la clase mayoritaria de fitoplancton en el mes de agosto, tanto en abundancia como en biovolumen, fue *Chlorophyceae*, con especies más asociadas a irradiancias y a temperaturas altas (*Tetraselmis* sp. y *Carteria* sp.). Los dos picos que se observan en la asimilación de carbono del fitobentos y de *Cladophora fracta* pueden explicarse de forma similar. Dentro de cada una de estas fracciones puede haber especies o grupos de células que estén aclimatadas a que les llegue una mayor o menor irradiancia a causa de su posición física en el sedimento o en los flóculos de algas.

Aunque no forman estrictamente parte del fitoplancton, es de destacar la importancia de las formaciones tipo *bloom* de la clorofícea filamentosa *Cladophora fracta*, que se desarrollan a partir de finales del invierno, y que cubren anualmente el 75% de la superficie de la laguna, durante un período variable de entre 1 y 4 meses. Su producción primaria total en Carralagroño, en su momento de máximo desarrollo, alcanza valores superiores a los del fitoplancton. Estas formaciones parecen estar siendo las culpables del retroceso observado en los últimos años de las poblaciones de macrófitos en la laguna.

Al principio de la primavera, una de las consecuencias que provoca la aparición de los macrófitos es la reducción de la producción fitoplanctónica. En dicho momento, es cuando los macrófitos muestran sus valores más elevados de biomasa y sus mayores tasas de producción primaria, que coinciden con los valores máximos de oxígeno disuelto y pH en la laguna. Aunque en el pasado se observó una mayor diversidad de macrófitos sumergidos en la laguna (Cirujano y Longás, 1988, Gobierno Vasco, 1994), durante el período estudiado sólo aparecen en Carralagroño la fanerógama *Ruppia drepanensis* y una o dos especies de carófitos, que varían en función de las características de los ciclos hidrológicos entre *Chara connivens*, *Chara galioides* y *Lamprolaminum papulosum*. Destaca, desde el punto de vista de pérdida de biodiversidad, la desaparición, respecto de épocas pasadas, de la rarísima especie *Tolypella salina*.

En la laguna, los carófitos siempre presentan un ciclo más temprano y más corto, que va aproximadamente de marzo a junio, mientras que *Ruppia* germina algo más tarde, tiene un crecimiento más lento, y la maduración de sus semillas tiene lugar entre julio y agosto. Durante el ciclo 2003/04, en el que las especies presentes son *Chara connivens* y *Ruppia drepanensis*, el carófito aporta más a la producción primaria por unidad de biomasa, pero teniendo en cuenta la cobertura y la persistencia de las dos especies en la laguna, ambas tienen una importancia similar en cuanto a la cantidad de carbono asimilada anualmente en el total de la misma.

La alternancia que se observa entre la actividad fotosintética del fitoplancton y los macrófitos en la laguna de Carralagroño no es casual, sino que puede explicarse por interacciones directas e indirectas que se dan entre unas y otros. Cuando los macrófitos no están presentes, el fitoplancton se desarrolla de forma muy acusada, y más aún ante adiciones extraordinarias de nutrientes. En presencia de macrófitos, además del fósforo que es captado por ellos, y gracias a la composición iónica de la laguna y a los valores tan básicos de pH a los que la propia producción primaria macrofítica da lugar, parte del fosfato precipita químicamente en forma de diversos compuestos (Otsuki y Wetzel, 1972, Golterman, 1975, Granéli y Solander, 1988, Florín, 1994, Dieberg *et al.*, 2002, Kufel y Kufel, 2002), de modo que deja de estar disponible para el fitoplancton, limitando así su crecimiento. El sedimento, a través de los macrófitos, actúa como un sumidero de nutrientes que se acumulan en él, manteniéndose retirados de la columna de agua y frenando así la eutrofización. Al mismo tiempo, en estas lagunas someras que reciben cantidades elevadas de nutrientes, aunque las entradas de nutrientes cesen, no se producen cambios inmediatos en su funcionamiento, ya que éstos (sobre todo el fósforo) se liberan al agua gracias a diferentes mecanismos (altas temperaturas, senescencia de macrófitos, resuspensión, variaciones en los valores de pH, momentos puntuales de anoxia, etc.), incrementándose así su concentración en la misma (Moss *et al.*, 1988; Granéli, 1999, Morin y Morse, 1999; Welch y Cooke, 2005). Con los compuestos de nitrógeno contenidos en el sedimento sucede algo parecido, ya que en determinadas circunstancias son liberados a la columna de agua y así están disponibles para los organismos fitoplanctónicos. Los factores que más influyen sobre este flujo de nitrógeno (principalmente amonio) del sedimento al agua son la temperatura, la cantidad de materia orgánica en los primeros centímetros del sedimento, las características del mismo y la concentración de sales en el agua (Simon, 1989, Gardner *et al.*, 1991, Rysgaard *et al.*, 1999, Clavero *et al.*, 2000, Wang *et al.*, 2008). Por el contrario, los macrófitos no muestran limitación en su crecimiento por la concentración de ninguno de los dos nutrientes en el agua en las concentraciones y períodos de tiempo manejados en los experimentos realizados, pero su biomasa sí se ve afectada negativamente por el exceso de compuestos de nitrógeno, debido tanto a un efecto indirecto de competencia con el fitoplancton (Touchette y Burkholder, 2000) como, quizá, a uno directo de toxicidad (Santamaría *et al.*, 1994, 1995, Bird *et al.*, 1998; Touchette y Burkholder, 2000, Barker *et al.*, 2008, Leoni *et al.*, 2008, Van der Heide *et al.*, 2008). En lo referente a los compuestos de nitrógeno, el amonio es siempre la forma de nitrógeno asimilable preferida por los productores primarios que viven en Carralagroño, debido a las ventajas

energéticas que supone respecto a los nitratos (Eppley *et al.*, 1969, Syrett, 1981, Dorch y Conway, 1984).

El fitoplancton es la fracción que muestra mayores tasas de asimilación en el caso de los compuestos de nitrógeno, lo que concuerda con sus altas tasas de fotosíntesis respecto al resto de las fracciones del sistema. Asimismo, al igual que ocurría con la asimilación de carbono, durante el período de estudio, *Chara connivens* alcanza en casi todos los tratamientos valores mayores de captación de nitrógeno inorgánico (tanto por superficie como por biomasa) que *Ruppia drepanensis*. Respecto a la influencia positiva de la luz sobre la asimilación de nitrógeno, sólo es significativa para los macrófitos, y únicamente en el caso de los nitratos. La captación que tiene lugar en oscuridad se produce por encima de las necesidades de los organismos, que acumulan el nitrógeno en forma de distintos tipos de sustancias de reserva, para utilizarlos en otros momentos en los que las condiciones sean más favorables.

En ocasiones, las concentraciones de nutrientes también influyen sobre los consumidores presentes en el zooplancton y el zoobentos de la laguna. Sin embargo, la dinámica de estos organismos tiene mucho más que ver con la temporalidad de la laguna y con las interacciones que se establecen entre ellos y con los productores primarios. En general, los animales que forman parte de estas fracciones en Carralagroño están adaptados a las condiciones cambiantes del medio en el que viven, con ciclos de vida cortos y alta capacidad de respuesta a los cambios ambientales. Algunos de ellos pertenecen a especies características de los sistemas salinos temporales.

El zooplancton presente en Carralagroño muestra una diversidad relativamente baja, como cabe esperar de este tipo de sistemas, formada por un total de 7 especies; 2 de copépodos, 3 de cladóceros y 2 de rotíferos. Su abundancia y diversidad se asocian principalmente a cambios en la concentración de nitrógeno y en la presencia o ausencia de macrófitos. Las entradas a la laguna de concentraciones elevadas de nitrógeno se asocian indirectamente a la reducción en el número de individuos de las dos especies de copépodos y del cladócero *Dunhevedia crassa*, es decir, de las tres especies con mayor abundancia media. Esto podría estar indicando su preferencia por ambientes de aguas claras, dominados por macrófitos, o quizá cierto efecto de toxicidad de los compuestos de nitrógeno para estos organismos (Adamsson *et al.*, 1998, Andersen y Buckley, 1998, Gama-Flores *et al.*, 1999, Roex *et al.*, 2000, Mangas-Ramírez *et al.*, 2002, Sarma *et al.*, 2003). El cladócero más tolerante a salinidades altas de los que se han identificado en Carralagroño es *Alona salina* (Boronat *et al.*, 2001), y esta tolerancia le lleva a una mayor resistencia a toda clase de compuestos que puedan suponer cierta toxicidad (Margalef, 1974). Por eso se desarrolla mejor en ausencia de macrófitos y adición de fósforo o presencia de macrófitos y adición de nitrógeno, situaciones ambas que suponen elevadas concentraciones de nutrientes en Carralagroño. Tanto los copépodos en estadio nauplio como el cladócero *Daphnia mediterranea* aparecen relacionados con

la ausencia de macrófitos. En un ciclo medio de la laguna, ambos están más presentes en las primeras etapas del ciclo hidrológico, cuando aún no hay macrófitos, ya que sus formas de resistencia latentes en el sedimento se activan con las primeras señales de comienzo del mismo. Posteriormente, los nauplios evolucionan a otros estadios y los cladóceros de la especie *D.mediterranea* son desplazados por otros que van más asociados a los macrófitos y a temperaturas más altas, como *Dunhevedia crassa*.

La abundancia de bacterioplancton se encuentra asociada a la disponibilidad de sustratos de los que obtener materia y energía. Por una parte, su actividad y presencia son muy relevantes al comienzo del ciclo hidrológico, cuando los restos orgánicos del ciclo anterior se ponen en circulación con las primeras lluvias y las bacterias se benefician de su procesado. Esto explica la correlación de su abundancia con la alcalinidad y con la disponibilidad de fósforo, ambas con valores máximos en esa primera fase. Además, se asocia a la presencia de macrófitos, ya que ésta le aporta también una mayor diversidad de sustratos que explotar (Mann y Wetzel, 2000, Carvalho *et al.*, 2003, Huss y Wehr, 2004).

Por lo que respecta al zoobentos, la comunidad que vive en Carralagroño estuvo constituida, durante el período de estudio, por un máximo de 15 taxones de rango familiar. Las adiciones de fósforo contribuyen a procesos que favorecen la abundancia total de individuos, ya que implican la presencia de fitoplancton en ausencia de macrófitos, y por tanto suponen disponibilidad de fuente de alimento. Por estaciones, se observa que en otoño el número medio de familias es más reducido, y que se incrementa a medida que transcurre el ciclo hidrológico, alcanzándose el máximo en primavera y verano, cuando la red trófica alcanza su mayor complejidad. En general, las familias del grupo de los dípteros dominan el zoobentos, siendo los coleópteros el segundo grupo en importancia. Ambos grupos estuvieron presentes en la inmensa mayoría de las campañas de muestreo, exceptuando algunas de otoño e invierno. La familia de dípteros que estuvo presente en un mayor número de campañas de muestreo fue *Chironomidae*. Estos organismos abundan cuando el fitoplancton se ve favorecido respecto a los macrófitos, es decir, en condiciones de concentraciones elevadas de nutrientes. Es sabido que ciertas especies de *Chironomidae* se utilizan como indicadoras de aguas ricas en nutrientes y materia orgánica (Adriaenssens *et al.*, 2004). Dentro del grupo de los coleópteros, las familias más frecuentes fueron *Hydrophilidae* y *Dytiscidae*. El siguiente de los grupos en importancia respecto a la diversidad total de macroinvertebrados fueron los odonatos, seguidos de los heterópteros. Dentro de los primeros, cabe diferenciar entre la familia *Lestidae*, que apareció en la laguna ya a principios de la primavera, y las familias *Coenagrionidae* y *Libellulidae*, que fueron más frecuentes ya al final de la primavera o en los meses de verano. Ninguna de ellas se encuentra en la laguna en otoño e invierno. Respecto a los heterópteros, entre las dos familias que se identificaron, se pueden apreciar diferencias en la misma línea que las mencionadas para los odonatos. Los *Corixidae*, mucho más frecuentes, se encontraron en la laguna en momentos más variados del ciclo hidrológico, mientras que los *Notonectidae* únicamente aparecieron a partir de finales del mes de mayo y hasta el

momento de desecado de la laguna. Esta aparición progresiva de las diferentes familias de macroinvertebrados está relacionada con sus hábitos tróficos.

El estudio de la estructura y composición de la red trófica de la laguna de Carralagroño, llevado a cabo a través del análisis de los valores de proporciones isotópicas medidas en los organismos de la laguna, revela que la complejidad de dicha red va aumentando a medida que transcurre el ciclo hidrológico. De este modo, la red trófica inicialmente está constituida por productores primarios y consumidores principalmente detritívoros, tanto del zooplancton como del zoobentos. Posteriormente, al comienzo de la primavera, es cuando se produce el cambio más notable, sobre todo en lo que a los consumidores se refiere, ya que se van incorporando a la red trófica los invertebrados bentónicos que van a comportarse como consumidores secundarios. Progresivamente, y una vez que hay consumidores primarios y secundarios de los que pueden alimentarse, van apareciendo en la laguna los consumidores terciarios, ya a finales de primavera y una vez comenzado el verano.

El ^{15}N es el isótopo más útil a la hora de discriminar los distintos nudos de la red trófica en la laguna de Carralagroño. Las redes tróficas de los sistemas someros tienen muchas interconexiones entre sus elementos, de modo que es difícil establecer niveles tróficos muy definidos. Hay muchos casos de comportamientos tróficos generalistas u omnívoros. Hay organismos cuya forma de vida puede considerarse más bentónica, y otros que pueden clasificarse como parte del plancton. También hay organismos que pertenecen a ambos grupos. Desde este punto de vista, y como herramienta para extraer conclusiones, es posible establecer dos vías tróficas paralelas aunque no independientes, sino con una clara interconexión, en la laguna de Carralagroño. El valor medio de fraccionamiento de $\delta^{15}\text{N}$ obtenido para la red trófica global de la laguna de Carralagroño es de 1,72‰ ($p=0,08$) mientras el de la vía bentónica es de 2,03‰ ($p=0,049$) y el de la planctónica de 1,65‰ ($p=0,115$), todos ellos inferiores a los observados en la bibliografía. Tanto los productores como los consumidores primarios de la vía trófica planctónica presentan valores de $\delta^{15}\text{N}$ más enriquecidos que los de la vía bentónica. El valor más alto de fraccionamiento se da siempre entre los productores primarios y los consumidores primarios ($p<0,01$). La diferencia entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los consumidores primarios y los de secundarios y terciarios sólo resulta ser significativa ($p<0,01$) para la vía bentónica eliminando a los productores del análisis. Esto se debe a que, en general, los consumidores secundarios y terciarios ingieren alimento procedente de más de un nivel trófico, lo que hace que la diferenciación isotópica entre niveles tróficos teóricos no se muestre tan marcada.

Según los resultados obtenidos en Carralagroño, la composición isotópica del carbono ($\delta^{13}\text{C}$) sólo resulta ser una buena herramienta para incrementar el grado de precisión en cuanto a las relaciones tróficas entre los organismos consumidores del zoobentos, cuya composición isotópica se puede asociar a taxones concretos, y no a fracciones o grupos de especies, dentro de las cuales no hay homogeneidad en cuanto a los valores isotópicos. En este caso, los valores de fraccionamiento de $\delta^{13}\text{C}$ están en torno al 1‰,

en cada salto de una presa a su depredador. Lo que sucede para el zooplancton, que hace que el método no sea válido, es que, aunque las presas de una de las fracciones se encuentren en el rango de tamaño inmediatamente inferior, el valor isotópico que se mide en dicha fracción “presa” no corresponde realmente al del alimento del consumidor, sino al conjunto de partículas del mismo tamaño y más enriquecidas en ^{13}C que forman parte del seston (Meili et al, 1993; France, 1995).

Tras el estudio pormenorizado de las características fisicoquímicas, biológicas y sobre todo funcionales, de la laguna salina de Carralagroño, se ha podido constatar que, aunque a duras penas, ésta consigue mantener su dinámica en equilibrio, sin entrar en un proceso de eutrofización definitivo a causa de la presión antrópica a la que está sometida. Las comunidades que viven en ella están adaptadas a sus características fisicoquímicas, a sus fluctuaciones y a su temporalidad. Los productores primarios se alternan durante el ciclo hidrológico, contribuyendo más aún a las condiciones cambiantes en la laguna a lo largo del mismo. Las entradas de nutrientes son tamponadas gracias a la presencia, cada día más reducida, de macrófitos, de modo que dichos nutrientes son retenidos temporalmente en el sedimento. La historia evolutiva de los organismos que constituyen la biota de Carralagroño les permite adaptar sus ciclos biológicos a las condiciones ambientales propias de la laguna, de modo que van constituyendo una red trófica de complejidad creciente que se reduce a detritos y formas de resistencia cuando la laguna se seca, y que comienza de nuevo con la llegada de las primeras lluvias del otoño.

10. CONCLUSIONES

1. Carralagroño es una laguna mesosalina endorreica temporal de composición mixta (clorurado-sulfatado sódica-magnésica) con una secuencia iónica de tipo Na^+ - $(\text{Mg}^{2+})\text{-Cl}^-\text{-SO}_4^{2-}$. Todas estas características vienen dadas fundamentalmente por el clima mediterráneo continentalizado y por la hidrogeología basada en flujos subterráneos locales, mineralizados durante un tiempo prolongado de residencia en el sustrato.
2. Los macrófitos ejercen un papel fundamental de control de la eutrofización. Los valores elevados de pH que se dan en primavera, fundamentalmente a causa de la producción primaria macrofítica, son los principales causantes, junto con la propia captación por parte de los macrófitos, del secuestro de fósforo mediado por la precipitación en forma de diferentes compuestos en los sedimentos de la laguna. Este mecanismo adquiere una gran importancia en una laguna que recibe entradas importantes de nutrientes, procedentes de la fertilización de los cultivos circundantes.
3. El fitoplancton es la fracción que mayor cantidad de carbono y de nitrógeno asimila. Su composición y abundancia varían a lo largo del ciclo hidrológico, pero permanece como el productor más importante en este sentido tanto de forma global como durante la mayor parte de los momentos del mismo. Su mayor biomasa se da en otoño e invierno, lo que se ve reflejado también en la elevada concentración de clorofila *a*, en el descenso de la concentración de sílice y en la escasez de nitrógeno. Las tres clases mayoritarias son *Bacillariophyceae*, *Chlorophyceae* y *Chrysophyceae*. En su mayoría incluyen taxones cosmopolitas y adaptados a perturbaciones o a condiciones estresantes.
4. El fitobentos se desarrolla en mayor medida en ausencia de macrófitos, debido a la mayor disponibilidad de luz y a la menor competencia por los nutrientes del sedimento. Sus tasas de asimilación de carbono y nitrógeno son las segundas en importancia durante la mayor parte del ciclo hidrológico teniendo en cuenta su persistencia y biomasa en la laguna. Los géneros mayoritarios de *Bacillariophyceae* en esta fracción son *Navicula* y *Nitzschia*, y las especies más frecuentes son también cosmopolitas y están adaptadas a estrés ambiental.
5. El crecimiento del fitoplancton en Carralagroño se encuentra limitado por la biodisponibilidad de fósforo (controlada por los macrófitos), mientras que la biomasa de macrófitos se ve perjudicada por el exceso de nitrógeno, que supone una mayor competencia con el fitoplancton y un posible efecto de toxicidad sobre sus propios tejidos.

6. Tanto la producción primaria fitoplanctónica como la fitobentónica, debido a que su composición específica varía a lo largo del ciclo hidrológico, se ajustan a mantener valores elevados a irradiancias bajas o altas, en función de las condiciones ambientales y de las especies presentes, mientras que la asimilación de carbono por parte de los macrófitos se incrementa siempre a valores altos de irradiancia.
7. El amonio es asimilado preferentemente por todos los productores primarios respecto a los nitratos, ya que supone ventajas energéticas para ellos. Se observa asimilación en oscuridad de los dos compuestos, que se acumulan en forma de sustancias de reserva, sobre todo por parte de las fracciones algales, pero también por parte de los macrófitos, aunque sólo en el caso del amonio.
8. *Chara connivens* aporta más a la producción primaria y a la asimilación de nitrógeno por unidad de biomasa que *Ruppia drepanensis*, pero ambas tienen una importancia similar en cuanto a la cantidad de carbono asimilada anualmente en el total de la laguna debido a la mayor persistencia y cobertura de la segunda.
9. El sedimento, a través de los macrófitos, actúa como un sumidero de nutrientes que se acumulan en él. Dichos nutrientes (sobre todo el fósforo) podrían ser liberados posteriormente al agua gracias a diferentes mecanismos (altas temperaturas, senescencia de macrófitos, resuspensión, variaciones en los valores de pH, momentos puntuales de anoxia, etc.).
10. El zooplancton presente en Carralagroño muestra una diversidad relativamente baja, como cabe esperar de este tipo de sistemas, formada por un total de 7 especies. Las dos especies de copépodos (*Arctodiaptomus salinus* y *Cletocampus retrogressus*) se alternan en cuanto a su dominancia en la laguna. Éstas, junto con el cladóceros *Dunhevedia crassa*, son las tres especies con mayor abundancia media. Las tres se asocian en general a ambientes dominados por macrófitos, y muestran un posible efecto de toxicidad de los compuestos de nitrógeno. El cladóceros *Alona salina* se desarrolla mejor en presencia de concentraciones altas de nutrientes. Los copépodos y el cladóceros *Daphnia mediterranea* activan sus formas de resistencia nada más dar comienzo el ciclo hidrológico, por lo que los nauplios y este cladóceros están presentes sobre todo en las primeras etapas del mismo, antes de evolucionar a otros estadios o ser desplazados por otras especies.
11. La abundancia de bacterioplancton se encuentra asociada o bien a la gran abundancia de restos orgánicos del ciclo anterior al comienzo del ciclo hidrológico, lo que proporciona una gran cantidad de sustrato para el crecimiento bacteriano, o bien a la presencia de macrófitos, que podrían aportarles también una mayor diversidad de sustratos que explotar.
12. El zoobentos de Carralagroño se caracteriza por una diversidad baja (máximo de 15 taxones), acorde con las características del ecosistema, representada principalmente

por dípteros y coleópteros, y por una sucesión asociada a la dinámica temporal de la laguna. Según ésta, los organismos van apareciendo a lo largo del ciclo hidrológico en función de sus hábitos tróficos, comenzando por unos pocos detritívoros y consumidores primarios en otoño e invierno, a los que se suman consumidores secundarios en primavera y terciarios ya cerca del verano. De este modo, el número total de familias aumenta a medida que transcurre el ciclo.

13. El estudio isotópico de la estructura y composición de la red trófica de Carralagroño confirma dicho incremento de complejidad de la misma a lo largo del ciclo. El ^{15}N es el isótopo más útil a la hora de discriminar los distintos nudos de la red trófica, aunque esto resulta muy complejo en los sistemas someros, debido a las múltiples interconexiones entre sus elementos y a la frecuencia de comportamientos tróficos generalistas u omnívoros.
14. El valor medio de fraccionamiento de $\delta^{15}\text{N}$ obtenido para la red trófica global de la laguna de Carralagroño es de 1,72‰ mientras el de la vía bentónica es de 2,03‰ y el de la planctónica de 1,65‰, todos ellos inferiores a los observados en la bibliografía. Los productores y los consumidores primarios de la vía planctónica presentan valores de $\delta^{15}\text{N}$ más enriquecidos que los de la vía bentónica. Debido a que los consumidores secundarios y terciarios frecuentemente ingieren alimento procedente de más de un nivel trófico, el fraccionamiento entre éstos y los primarios resulta mucho menor que el que se da entre los productores y los consumidores primarios.
15. La composición isotópica del carbono ($\delta^{13}\text{C}$) sólo sirve en Carralagroño para precisar las relaciones tróficas entre los organismos consumidores del zoobentos, cuya composición isotópica se puede asociar a taxones concretos. Dichos valores de fraccionamiento de $\delta^{13}\text{C}$ están en torno al 1‰, similares a los de la bibliografía.
16. A pesar de que el funcionamiento de la laguna de Carralagroño se mantiene en equilibrio gracias a los mecanismos de control interno mencionados, sin entrar en un proceso de eutrofización definitivo, se observa que los *blooms* de *Cladophora fracta*, que cubren anualmente el 75% de la superficie de la laguna, han ido en detrimento de la cobertura y diversidad de macrófitos en los últimos años, por lo que podríamos estar ante las primeras fases de un cambio definitivo en la laguna, si no se toman medidas adecuadas al respecto. La recogida de estas floraciones de clorofíceas podría suponer una medida poco costosa de contribuir a la retirada de nutrientes de la laguna.

11. BIBLIOGRAFÍA

- Abel, P. (1989)** *Water pollution biology*. Ellis Horwood, Chichester, United Kingdom. 387 pp.
- Adamsson, M., Dave, G., Forsberg, L., Guterstam, B. (1998)**: Toxicity identification evaluation of ammonia, nitrite and heavy metals at the Stensund Wastewater Aquaculture plant, Sweden. *Water Sci. Technol.* 38: 151-157.
- Adriaenssens, V., Simons, F., Nguyen, L.T.H., Goddeeris B., Goethals P.L.M. y De Pauw, N. (2004)**: Potential of bio-indication of chironomid communities for assessment of running water quality in Flanders (Belgium). *Belgian Journal of Zoology* 134 (1): 31-40.
- Agencia Vasca del Agua, (2008)**: *Red de seguimiento de la calidad ecológica de los lagos y humedales interiores de la C.A.P.V. (Ciclo hidrológico 2006/07)*. Agencia Vasca del Agua. Fundación General de la U.A.M. Informe Técnico.
- Agencia Vasca del Agua, (2009)**: *Red de seguimiento de la calidad ecológica de los lagos y humedales interiores de la C.A.P.V. (Ciclo hidrológico 2007/08)*. Agencia Vasca del Agua. Fundación General de la U.A.M. Informe Técnico.
- Alba-Tercedor, J. y Sánchez-Ortega, A. (1988)**: Un método rápido y simple para evaluar la calidad biológica de las aguas corrientes basado en el de Hellawell (1978). *Limnetica* 4: 51-56.
- Alcorlo, P., Baltanás, A. y Montes, C. (1996)**: Is it possible to predict the salinity of Iberian salt lakes from their conductivity? *Hydrobiologia* 330: 137-142.
- Alcorlo, P., Díaz, P., Lacalle, J., Baltanás, A., Florín, M., Guerrero, M.C. y Montes, C. (1997)**: Sediment features, primary producers and food web structure in two shallow temporary lakes (Monegros, Spain). *Water, Air and Soil Pollution* 99: 681-688.
- Alcorlo, P., Baltanás, A. y Montes, C. (2001)**: Food-web structure in two shallow salt lakes in Los Monegros (NE Spain): energetic vs dynamic constraints. *Hydrobiologia* 466: 307-316.
- Alcorlo, P., Geiger, W. y Otero, M. (2004)**: Feeding preferences and food selection of the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, in habitats differing in food item diversity. *Crustaceana* 77 (4): 435-453.
- Alcorlo, P. (2005)**. Distintas aplicaciones de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) en el estudio de ecosistemas acuáticos continentales. En: Alcorlo, P.; Redondo, R. & Toledo, J. (Eds) *Nuevas técnicas metodológicas aplicadas al estudio de los sistemas ambientales: los isótopos estables*. 319-342. Cargraphics.
- Allen E.D. y Spence, D.H.N. (1981)**: The differential ability of plants to utilize the inorganic carbon supply in freshwaters. *New Phytologist* 87: 269-283.
- Allende, L e Izaguirre, I. (2003)**: The role of physical stability on the establishment of steady states in the phytoplankton community of two Maritime Antarctic lakes. *Hydrobiologia* 502 (1-3): 211-224.
- Alonso, M. (1985a)**: *Daphnia (Ctenodaphnia) Mediterranea*: A new species of hyperhaline waters, long confused with *D.(C.) Dolichocephala* Sars, 1895. *Hydrobiologia* 128 (3): 217-228.
- Alonso, M. (1985b)**: *Las lagunas de la España peninsular: Taxonomía, ecología y distribución de los cladóceros*. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona. 187 pp.

- Alonso, M. (1996) CRUSTACEA. Branchiopoda. **Fauna Ibérica**. Vol. 7. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC.
- Alonso, M. (1998): Las lagunas de la España peninsular. **Limnetica** 15: 1-176.
- Álvarez, S. y Guerrero, M.C. (2000): Enzymatic activities associated with decomposition of particulate organic matter in two shallow ponds. **Soil Biology & Biochemistry** 32: 1941-1951.
- Álvarez, S., Díaz, P., López-Archilla, A.I., y Guerrero, M.C. (2006): Phytoplankton composition and dynamics in three shallow temporary salt lakes (Monegros, Spain). **Journal of Arid Environments** 65(4): 553-571.
- Álvarez-Cobelas, M.; Rojo, C. y Angeler, D.G. (2005): Mediterranean limnology: current status, gaps and the future. **J. Limnol.**, 64: 13-29.
- Álvarez-Cobelas, M. (2006): Groundwater-mediated limnology in Spain. **Limnetica**, 25 (1-2): 107-122.
- Amat, F. (1979): **Diferenciación y distribución de las poblaciones de Artemia en España**. Ph.D.Thesis. University of Barcelona. 426pp.
- Amoros, C. (1984): Introduction pratique a la systematique des organismes des eaux continentales françaises (5). **Crustacés Cladocères**. *Extrait du Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*. 53 année, n^{os} 3 et 4. Association Française de Limnologie (*avec le concours du Ministère de l'Environnement*). 63 pp.
- Andersen, H.B. y Buckley, J.A. (1998): Acute toxicity of ammonia to *Ceriodaphnia dubia* and a procedure to improve control survival. **Bull. Environ. Contam. Toxicol.** 61: 116-162.
- Angeler, D.G. y Álvarez-Cobelas, M. (2005): Island biogeography and landscape structure: Integrating ecological concepts in a landscape perspective of anthropogenic impacts in temporary wetlands. **Environmental Pollution** 138: 420-424.
- Angeler, D.G., Boulton, A.J., Jenkins, K.M., Sánchez, B., Álvarez-Cobelas, M. y Sánchez-Carrillo, S. (2007): Alternative States and Temporary Wetlands: Research Opportunities for Understanding Effects of Anthropogenic Stress and Natural Disturbance. **Environmental Research Advances**, 5-17.
- Anton, A. y Duthie H. C. (1981): Use of cluster analysis in the systematics of the algal genus *Cryptomonas*. **Can. J. Bot.** 59: 992-1002.
- APHA-AWWA-WPCF (1992): **Métodos normalizados para el análisis de aguas potables y residuales**. 17ª edición. Editorial Díaz de Santos. Madrid.
- Ariosa, Y., Carrasco, D., Quesada, A. y Fernández-Valiente, E. (2006): Incorporation of Different N Sources and Light Response Curves of Nitrogenase and Photosynthesis by Cyanobacterial Blooms from Rice Fields. **Microbial Ecology**, 15: 394-403.
- Arizaleta, J.A. (1990): Los matorrales de La Rioja. **Zubía** 8: 83-122.
- Arroyo, S. (2004): Apuesta por un vino de calidad. **Sustrai: revista agropesquera** 68: 36-41.
- Aseguinolaza, C., Gómez, D., Lizaur, X., Montserrat, G., Morante, G., Salaverria, M.R., Uribe-Etxebarria, P.M., (1989). **Vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco**. Viceconsejería de Medio Ambiente. Gobierno Vasco. Vitoria-Gasteiz.
- Barbour, M.T, Gerritsen, J., Snyder, B.D, Stribling, J.B. (1999): **Rapid Bioassessment Protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish**. Second Edition. Rep. EPA/841-B-99-002, US EPA, Off. Water, Washington, DC
- Barker, T., Hatton, K., O'Connor, M., Connor, L. y Moss, B. (2008): Effects of nitrate load on submerged plant biomass and species richness: results of a mesocosm experiment. **Fundamental and applied limnology** 173(2): 89-100.

- Barko, J.W., Gunnison, D. y Carpenter, S.R. (1991):** Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. **Aquatic Botany** 41: 41-65.
- Barko, J.W. y James, W.F. (1998):** Impact of submerged Macrophytes on Phytoplankton in Shallow Freshwater Lakes. **The structuring role of submerged macrophytes in lakes.** Ecological studies 131. Capítulo 10. Jeppesen, E., Sondergaard, M., Sondergaard, M. y Christoffersen, K. (Eds.) Springer.
- Bayley, S. E., Prather, C. M. (2003):** Do wetland lakes exhibit alternative stable states? Submersed aquatic vegetation and chlorophyll in western boreal shallow lakes. **Limnology and Oceanography** 48 (6): 2335-2345.
- Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C.R. (1999):** **Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades.** Ediciones Omega. Tercera edición. 1148 pp.
- Bharati, V.R.; Kalavati, C. Y Raman, A.V. (2001):** Planktonic flagellates in relation to pollution in Visakhapatnam harbour, east coast of India. **Indian Journal of Marine Sciences** 30 (1): 25-32.
- Bierhuizen, J.F.H., Prepas, E.E. (1985):** Relationship between nutrients, dominant ions, and phytoplankton standing crop in prairie saline lakes. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** 42 (10): 1588-1593.
- Bindloss, M.E. (1974):** Primary productivity of phytoplankton in Loch Leven, Kinross. **Proc. Roy. Soc. Edin. (B)**, 74: 157-181.
- Binzer, T. y Middelboe, A.L. (2005):** From thallus to communities: scale effects and photosynthetic performance in macroalgae communities. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 287: 65–75.
- Binzer, T., Sand-Jensen, K. y Middelboe, A.L. (2006):** Community photosynthesis of aquatic macrophytes. **Limnol. Oceanogr.** 51(6): 2722–2733.
- Bird, K.T., Johnson, J.R. y Jewett-Smith, J. (1998):** In vitro culture of the seagrass *Halophila decipiens*. **Aquatic Botany** 60:377-387.
- Blindow, I. (2006):** Long- and short-term dynamics of submerged macrophytes in two shallow eutrophic lakes. **Freshwater Biology** 28: 15-27.
- Blindow, I., Andersson, G., Hargeby, A., Johansson, S. (2006):** Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. **Freshwater Biology** 30: 159-167.
- Blinn, D.W. (1993):** Diatom community structure along physicochemical gradients in saline lakes. **Ecology** 74(4): 1246-1263.
- Blomqvist, S., Gunnars, A. y Elmgren, R. (2004):** Why the limiting nutrient differs between temperate coastal seas and freshwater lakes: A matter of salt. **Limnology & Oceanography** 49(6): 2236-2241.
- Bode, A., Carrera, P. y Lens, S. (2003):** The pelagic food web in the upwelling ecosystem of Galicia (NW Spain) during spring: natural abundance of stable carbón and nitrogen isotopes. **ICES Journal of Marine Science** 60: 11-22.
- Bode, A., Álvarez-Osorio, M.T., Cunha, M.E., Garrido, S., Peleteiro, J.B., Porteiro, C., Valdés, L. y Varela, M. (2007):** Stable nitrogen isotope studies of the pelagic food web on the Atlantic shelf of the Iberian Peninsula. **Progress in Oceanography** 74: 115-131.
- Boix, D., Gascon, S., Sala, J., Badosa, A., Brucet, S., Lopez-Flores, R., Martinoy, M., Gifre, J., Quintana, X. D. (2008):** Patterns of composition and species richness of crustaceans and aquatic insects along environmental gradients in Mediterranean water bodies. **Hydrobiologia** 597: 53-69.
- Bonis, A., Grillas, P., van Wijck, C. y Lepart, J. (1993):** The effect of salinity on the reproduction of coastal submerged macrophytes in experimental communities. **Journal of Vegetation Science** 4: 461-468.

- Bonis, A. y Lepart, J. (1994):** Vertical structure of seed banks and the impact of depth of burial on recruitment in two temporary marshes. **Plant Ecology** 112 (2): 127-139.
- Bonis, A., Lepart, J. y Grillas, P. (1995):** Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos* 74: 81-92.
- Boronat, L. Miracle, M.R. y Armengol, X. (2001):** Cladoceran assemblages in a mineralization gradient. **Hydrobiologia** 442: 75-88.
- Boström, B., Andersen, J.M., Fleischer, S. y Jansson, M. (1988):** Exchange of phosphorus across the sediment-water interface. **Hydrobiologia** 170: 229-244.
- Braioni, M.G. y Gelmini, D. (1983):** **Rotiferi Monogonti (Rotatoria: Monogonta)**. Consiglio Nazionale delle ricerche AQ/1/200. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. 180 pp.
- Brammer, E.S. (1979):** Exclusion of phytoplankton in the proximity of dominant water-soldier (*Stratiotes aloides*). **Freshwater Biology** 9: 233-249.
- Brandini, F.P., da Silva, E.T., Pellizzari, F.M., Fonseca, A.L.O. y Fernandes, L.F. (2001):** Production and biomass accumulation of periphytic diatoms growing on glass slides during a 1-year cycle in a subtropical estuarine environment (Bay of Paranagua, southern Brazil). **Marine biology**, 138 (1): 163-171.
- Bristow, J.M. y Whitcombe, M. (1971):** The role of roots in the nutrition of aquatic vasculars plants. **American Journal of Botany** 58: 8-13.
- Brown, B.J. y Olive, J.H. (1995):** Diatom communities in the Cuyahoga river (USA)- Changes in species composition between 1974 and 1992 following renovations in waste-water management. **Ohio Journal of Science** 95 (3): 254-260.
- Brown, W.H., (1913).** The relation of the substratum to the growth of Elodea. **Philipp. Journal Sciences**, Sect. C., 8: 1-20.
- Burnison, B. K. (1980):** Modified dimethyl sulfoxide (DMSO) estraction for chlorophyll analysis of phytoplankton. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** 37: 729-733.
- Callieri, C.; Corno, G. y Bertoni, R. (2006):** Bacterial grazing by mixotrophic flagellates and *Daphnia longispina*: a comparison in a fishless alpine lake. **Aquatic Microbial Ecology** 42 (2): 127-137.
- Camacho, A., Vicente, E y Miracle, M.R. (2000):** Spatio-temporal distribution and growth dynamics of phototrophic sulfur bacteria populations in the sulfide-rich Lake Arcas. **Aquatic Sciences** 62: 334-349.
- Camacho, A. y Wit, R. de (2003):** Effect of nitrogen and phosphorus additions on a benthic microbial mat from a hypersaline lake. **Aquatic Microbial Ecology** 32: 261-273.
- Camacho, A., Miracle, M.R. y Vicente, E. (2003a):** Which factors determine the abundance and distribution of picocyanobacteria in inland waters? A comparison among different types of lakes and ponds. **Archiv für Hydrobiologie** 157: 321-338.
- Camacho, A., Wurtsbaugh, W.A., Miracle, M.R., Armengol, X. y Vicente, E. (2003b):** Nitrogen limitation for phytoplankton in a Spanish Karst lake with a deep chlorophyll maximum: a nutrient enrichment bioassay approach. **Journal of Plankton Research** 25: 397-404.
- Caraco, N.F., Cole, J.J. y Likens G.E. (1989):** Evidence for sulphate-controlled phosphorus release from sediments of aquatic systems. **Nature** 341 (6240): 316-318.
- Carchini, G. (1983):** **Odonati (Odonata)**. Consiglio Nazionale Delle Ricerche. AQ/1/198. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle Acque Interne Italiane. 80 pp.
- Carpenter, S. y Lodge, D. (1986):** Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. **Aquatic Botany** 26: 341-370.

- Carrick, H.J. (2005):** An under-appreciated component of diversity in plankton communities: the role of protozoa in Lake Michigan (a case study). **Hydrobiologia** 551: 17-32.
- Carvalho, P., Thomaz, S.M. y Bini, L.M. (2003):** Effects of water level, abiotic and biotic factors on bacterioplankton abundance in lagoons of a tropical floodplain (Parana River, Brazil). **Hydrobiologia** 510 (1-3): 67-74.
- Cheney, C. y Hough, R.A. (1983):** Factors Controlling Photosynthetic Productivity in a Population of *Cladophora fracta* (Chlorophyta). **Ecology** 64(1): 68-77.
- Chicote, A. (2004):** Limnología y ecología microbiana de un lago meromítico evaporítico: El lago de Arreo (NE España). Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid.
- Cho, H.J. y Sanders, Y.L. (2009):** Note on organic dormancy of estuarine *Ruppia maritima* L. seeds. **Hydrobiologia** 617 (1): 197-201.
- Cirujano, S. y Longás, J.F. (1988).** *Tolypella salina* Corillion en la laguna de Carralagroño (Álava). **Anales del Jardín Botánico de Madrid** 45(2): 547.
- Cirujano, S. y García Murillo, P. (1992):** El género *Ruppia* en la Península Ibérica. **Quercus** 74: 14-21.
- Cirujano, S., Velayos, M., Castilla, F. y Gil, M. (1992):** Criterios botánicos para la valoración de las lagunas y humedales españoles (Península Ibérica e Islas Baleares). ICONA, Colección Técnica. Madrid.
- Cirujano, S. y Medina, L. (2002):** Plantas acuáticas de las lagunas y humedales de Castilla-La Mancha. Ed. Real Jardín Botánico. CSIC. y Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha. (Madrid), 103-105.
- Cirujano, S., García-Murillo, P., Meco, A. Fernández Zamudio, R. (2007):** Los carófitos ibéricos. **Anales del Jardín Botánico de Madrid** 64 (1): 87-102.
- Clavero, V., Izquierdo, J.J., Fernandez, J.A. y Niell, F.X. (2000):** Seasonal fluxes of phosphate and ammonium across the sediment-water interface in a shallow small estuary (Palmones River, southern Spain). **Marine Ecology-Progress Series** 198: 51-60.
- Cole, G.A. (1988):** Manual de limnología.-Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires (Argentina), 272-332.
- Cole, J.J., Carpenter, S.R., Kitchell, J.F. y Pace, M.L. (2002):** Pathways of organic carbon utilization in small lakes: Results from a whole-lake ¹³C addition and coupled model. **Limnology and Oceanography** 47 (6): 1664-1675.
- Collos, Y. y Slawyk, G. (1976):** Significance of cellular nitrate content in natural populations of marine populations growing in shipboard cultures. **Mar. Biol.** 34: 27-32.
- Comelles, M. (1985):** Clave de identificación de las especies de carófitos de la Península Ibérica. Asociación Española de Limnología, 1.
- Comelles, M. (1986).** *Tolypella salina* Corillion, carofícea nueva para España. **Anales Jardín Botánico de Madrid** 42: 293-298.
- Comín, F.A. (1981):** Limnología de las lagunas costeras del delta del Ebro. T. Doct. Univ. de Barcelona.
- Comín, F.A., Alonso, M., López, P. y Comelles, M. (1983):** Estudio limnológico de la laguna de Gallocanta y su cuenca. Informe CEOTMA, MOPU.
- Comín, F.A. y Alonso, M. (1988):** Spanish salt lakes: Their chemistry and biota. **Hydrobiologia** 158: 237-245.
- Comín, F.A., Juliá, R. y Comín, M.P. (1991):** Fluctuations, the key aspect for the ecological interpretation of saline lake ecosystems. **Oecologia aquatica** 10: 127-135.
- Coops, H. y Van der Velde, G. (1995):** Seed dispersal, germination and seedling growth of six helophyte species in relation to water-level zonation. **Freshwater Biology** 34: 13-20.

- Cordero, A. (1988):** Estudio ecológico de una población de *Lestes viridis* (Vander Linden 1825) (Zygoptera, Lestidae). **Limnetica**, 4: 1-8.
- Corillion, R. (1960):** *Tolypella salina* sp. nov., Charophycée nouvelle des marais de Croix-de-Vie (Vendée). *Rev. Algol.* n.s. 5(3): 195-207.
- Covich, A.P. (1996):** Stream biodiversity and ecosystem processes. *Bulletin of the North American Benthological Society* 13:294-303.
- Creach, V., Ernst, A., Sabbe, K., Vanelslander, B., Vyverman, W. y Stal, L.J. (2006):** Using quantitative PCR to determine the distribution of a semicryptic benthic diatom, *Navicula phyllepta* (Bacillariophyceae). **Journal of Phycology**, 42 (5): 1142-1154.
- Crehuet, M.; Alcorlo, P.; Baltanás, A. y Montes, C. (2007).** Assessing crayfish trophic ecology: the case of the invasive *Procambarus clarkii*. En: Gherardi F. (Ed.) **Biological invaders in inland waters: profiles, distributions and threats**. Serie: Invading Nature- Springer Series in Invasion Ecology, Vol (2): 559-576. Springer-Verlag.
- Cuvín-Aralar, M.L., Focken, U., Becker, K y Aralar, E.V. (2004):** Effects of low nitrogen-phosphorus ratios in the phytoplankton community in Laguna de Bay, a shallow eutrophic lake in Philippines. **Aquatic ecology** 38 (3): 387-401.
- Davis, J., McGuire, M., Halse, S., Hamilton, D., Horwitz, P., McComb, A., Froend, R., Lyons, M. Y Sim, L. (2003):** What happens when you add salt: predicting impacts of secondary salinisation on shallow aquatic ecosystems using an alternative states model. **Australian Journal of Botany** 51: 715-724.
- de Fabricius, A.L.M., Maidana, N., Gómez, N. Sabater, S. (2003):** Distribution patterns of benthic diatoms in a Pampean river exposed to seasonal floods: the Cuarto River (Argentina). **Biodiversity and Conservation** 12(2): 2443-2454.
- de Manuel, J. (2000):** The Rotifers of Spanish reservoirs: Ecological, Systematical and Zoogeographical remarks. **Limnetica** 19: 91-167.
- de Niro, M.J. y Epstein, S. (1978):** Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. **Geochimica et Cosmochimica acta** 42: 495-506.
- de Niro, M.J. y Epstein, S. (1981):** Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. **Geochimica et Cosmochimica acta** 45: 341-351.
- de Stephanis, R., Garcia-Tiscar, S., Verborgh, P., Esteban-Pavo, R., Perez, S., Minvielle-Sebastia, L., Guinet, C. (2008):** Diet of the social groups of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) in the Strait of Gibraltar. **Marine Biology** 154 (4): 603-612.
- de Troch, M., Houthoofd, L. Chepurnov, V. y Vanreusel, A. (2006):** Does sediment grain size affect diatom grazing by harpacticoid copepods? **Marine Environmental Research** 61 (3): 265-277.
- de Vicente, I., Amores, V. y Cruz-Pizarro, L. (2006):** Instability of shallow lakes: A matter of the complexity of factors involved in sediment and water interaction? **Limnetica** 25 (1-2): 253-270.
- Debenest, T., Pinelli, E., Coste, M., Silvestre, J., Mazzella, N., Madigou, C., Delmas, F. (2009):** Sensivity of freshwater periphytic diatoms to agricultural herbicides. **Aquatic Toxicology** 93 (1): 11-17.
- Denny, P. (1972):** Sites of nutrient absorption in aquatic macrophytes. **Journal of Ecology** 60: 819-829.
- Detwiler, P.M., Coe, M.F. y Dexter, D.M. (2002):** The benthic invertebrates of the Salton Sea: distribution and seasonal dynamics. **Hydrobiologia** 473 (1-3): 139-160.
- Díaz, O.A., Reddy, K.R., Koch, M.S. y Wang, Y. (1994):** Solubility of inorganic phosphorus in stream water as influenced by pH and calcium concentration. **Water Res.** 28: 1755-1763.

- Díaz, P. (1998): Producción primaria y su relación con las fluctuaciones asociadas al ciclo hidrológico en lagunas salinas de la Depresión del Ebro (NE, España).** Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Díaz, P., Guerrero, M.C., Alcorlo, P., Baltanás, A., Florín, M. y Montes, C. (1998):** Anthropogenic perturbations to the trophic structure in a permanent hypersaline shallow lake: La Salada de Chiprana (north-eastern Spain). **International journal of Salt Lake Research** 7: 187-210.
- Dieberg, F.E., De Busk, T.A., Jackson, S.D., Chimney, M.J. y Pietro, K. (2002):** Submerged aquatic vegetation-based treatment wetlands for removing phosphorus from agricultural runoff: response to hydraulic and nutrient loading. **Water Research** 36(6): 1409-1422.
- Dieter, C.D. (1990):** The importance of emergent vegetation in reducing sediment resuspension in wetlands. **Journal of Freshwater Ecology** 5: 467-473.
- Dillon, P.J., Evans, R.D. y Molot, L.A. (1990):** Retention and resuspension of phosphorus, nitrogen and iron in a central Ontario lake. **Canadian journal of fisheries and aquatic sciences** 47: 1269-1274.
- Dodds, W.K. (2003):** The Role of Periphyton in Phosphorus Retention in shallow freshwater aquatic systems. **J. Phycol.** 39: 840-849.
- Doi, H., Zuykova, E.I., Kikuchi, E., Shikano, S., Kanou, K., Yurlova, N. y Yadrenkina, E. (2006):** Spatial changes in carbon and nitrogen stable isotopes of the plankton food web in a saline lake ecosystem. **Hydrobiologia** 571: 395-400.
- Drabkova, V.G., Letanskaya, G.I., Makartseva, E.S. (1978):** Features of structure and trophic links of planktonic associations in 2 lakes with different degrees of salinity. **Soviet journal of ecology** 9 (1): 68-73.
- Dugdale, R. C. (1976):** Nutrient cycles, p. 141-172. In Cushing, D. H. and Walsh, J. J. [eds.]: **The ecology of the sea.** Blackwell.
- Dussart, B. (1967):** Les Copepodes des eaux continentales d'Europe Occidentale. Tome I: **Calanoides et Harpacticoides.** Editions N. Boubée & Cie. 500 pp.
- Duong, T.T., Morin, S., Herlory, O., Feurtet-Mazel, A., Coste, M., Boudou, A. (2008):** Seasonal effects of cadmium accumulation in periphytic diatom communities of freshwater biofilms. **Aquatic toxicology** 90 (1): 19-28.
- Echaniz, S.A., Vignatti, A.M., de Paggi, S.J., Paggi, J.C., y Pilati, A. (2006):** Zooplankton seasonal abundance of South American saline shallow lakes. **International Review of Hydrobiology** 91(1): 86-100.
- Environment Agency. (2007):** **Common freshwater diatoms of Britain and Ireland:** an interactive identification key. Improving our monitoring of water ecology.
- Eppley, R. W., Coatsworth, J.L. y Solórzano, I. (1969):** Studies of nitrate reductase in marine phytoplankton. **Limnol. Oceanogr.** 14: 194-205.
- Eriksson, M.O.G., Henrikson, L., Nilsson, B.-I., Nyman, G. y Oscarson, H.G. (1980):** Predator-Prey Relations Important for the Biotic Changes in Acidified Lakes. **Ambio** 9 (5): 248-249.
- Espinar, J.L., García, L.V., García Murillo, P. y Toja, J. (2002):** Submerged macrophyte zonation in a Mediterranean salt marsh: a facilitation effect from established helophytes? **Journal of Vegetation Science** 13: 831-840.
- Estes, J. A. (1996):** The influence of large, mobile predators in aquatic food webs: examples from sea otters and kelp forests. Pp. 65-72 in Greenstreet, S.P.R. y M. L. Tasker, M.L. (eds). **Aquatic predators and their prey.** Fishing News Books, Oxford, Eng.
- Eugster, H.P. y Hardie, L.A. (1978):** Saline lakes. En Lerman, A. (Ed): **Physics and Chemistry of Lakes.** Springer Verlag, New York: 237-293.

- Evans, J.C. y Prepas, E.E. (1997):** Relative importance of iron and molybdenum in restricting phytoplankton biomass in high phosphorus saline lakes. **Limnology & Oceanography** 42(3): 461-472.
- Evans, M.S., Robarts, R.D., y Arts, M.T. (1995):** Predicted versus actual determinations of algal production, algal biomass, and zooplankton biomass in a hypereutrophic, hyposaline prairie lake. **Canadian journal of fisheries and aquatic sciences** 52(5): 1037-1049.
- Evans, M.S., Arts, M.T. y Robarts, R.D. (1996):** Algal productivity, algal biomass, and zooplankton biomass in a phosphorus-rich, saline lake: Deviations from regression model predictions. **Canadian journal of fisheries and aquatic sciences** 53(5): 1048-1060.
- Fenchel, T. y Finlay, B.J. (2004):** The ubiquity of small species: Patterns of local and global diversity. **Bioscience**, 54(8): 777-784.
- Fernández-Valiente, E., Camacho, A., Rochera, C., Rico, E., Vincent, W.F. y Quesada, A. (2007):** Community structure and physiological characterization of microbial mats in Byers Peninsula, Livingston Island (South Shetland Islands, Antarctica). **Microbial Ecology** 59: 377-385.
- Ferrarese, U. y Rossaro, B. (1981): Chironomidi, 1** (Diptera, Chironomidae: Generalità, Diamesinae, Prodiamesinae). Consiglio Nazionale delle ricerche AQ/1/129. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. 96 pp.
- Ferrarese, U. (1983): Chironomidi, 3** (Diptera, Chironomidae: Tanypodinae). Consiglio Nazionale delle ricerche AQ/1/204. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. 67 pp.
- Ferroni, L., Baldisserotto, C., Pantaleoni, L. Billi, P., Fasulo, M.P. y Pancaldi, S. (2007):** High salinity alters chloroplast morpho-physiology in a freshwater *Kirchneriella* species (Selenastraceae) from Ethiopian Lake Awasa. **American Journal of Botany** 94 (12): 1972-1983.
- Florín, M. (1994):** **Funcionamiento de lagunas salinas temporales machegas. Relación entre fluctuaciones hídricas, hidroquímicas y dinámica trófica.** Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid.
- Florín, M., Priebe, Ch. y Besteiro, A.G. (1994):** Influence of hydric regime and sediments on primary producers communities in saline lakes of La Mancha (Central Spain). **Verhandlungen International Verein Limnologie** 25: 1342-1344.
- Florín, M. y Montes, C. (1998):** Fluctuations of hydrochemical equilibrium in temporary saline *lagunas* with different primary producer communities. **Verhandlungen International Verein Limnologie** 26: 1387-1391.
- France, R.L. (1995):** Differentiation between Littoral and Pelagic Food Webs in Lakes Using Stable Carbon Isotopes. **Limnol. Oceanogr.** 40(7): 1310-1313.
- France, R.L. (1997):** $\delta^{15}\text{N}$ Examination of the Lindeman-Hutchinson-Peters Theory of Increasing Omnivory with Trophic Height in Aquatic Foodwebs. *Res. Popul. Ecol.* 39 (2): 121-125.
- Fry, B. (1991):** Stable Isotope Diagrams of Freshwater Food Webs. **Ecology** 72(6): 2293-2297.
- Fuentes, C., Green, A.J., Orr, J., Olafsson, J.S. (2005):** Seasonal variation in species composition and larval size of the benthic chironomid communities in brackish wetlands in southern Alicante, Spain. **Wetlands** 25(2): 289-296.
- Fumanti, B., Cavacini, P. y Alfinito, S. (1996):** Benthic algal mats of some lakes of Inexpressible Island (northern Victoria Land, Antarctica) *Polar Biology* 17(1):25-30.
- Gama-Flores, J.L., Sarma, S.S.S. y Araiza, M.A.F. (1999):** Combined effects of *Chlorella* density and methyl parathion concentration in the population growth of *Brachionus calyciflorus* (Rotifera). **Bull. Environ. Contam. Toxicol.** 62: 769-775.

- García, C.M. y Niell, F.X. (1993):** Seasonal change in a saline temporary lake (Fuente de Piedra, southern Spain). *Hydrobiologia* 267 (1-3): 211-223.
- García, C.M., Echevarría, F. y Niell, F.X. (1995):** Size structure of plankton in a temporary, saline inland lake. *Journal of Plankton Research* 17(9): 1803-1817.
- García, C.M., GarcíaRuiz, R., Rendon, M., Niell, F.X. y Lucena, J. (1997):** Hydrological cycle and interannual variability of the aquatic community in a temporary saline lake (Fuente de Piedra, southern Spain) *Hydrobiologia* 345(2-3): 131-141.
- García-Gil, L.J., Vicente, E., Camacho, A., Borrego, C.M., Vila, X., Cristina, X.P. y Rodríguez-Gonzalez, J. (1999):** Vertical distribution of photosintetic sulphur bacteria linked to saline gradients in Lake "El Tobar" (Cuenca, Spain). *Aquatic Microbial Ecology* 20: 299-303.
- García-Ferrer, I., Camacho, A., Armengol, X., Miracle, M.R., y Vicente, E. (2003):** Seasonal and spatial heterogeneity in the water chemistry of two sewage-affected saline shallow lakes from central Spain. *Hydrobiologia* 506-509: 101-110.
- Gardner, W.S., Seitzinger, S.P. y Malczyk, J.M. (1991):** The effects of sea salts on the forms of nitrogen released from estuarine and fresh-water sediments-Does ion-pairing affect ammonium flux. *Estuaries* 14(2): 157-166.
- Geiger, W., Alcorlo, P., Baltanás, A., y Montes, C. (2005):** Impact of an introduced Crustacean on the trophic webs of Mediterranean wetlands. *Biological invasions* 7: 49-73.
- Gelin, C. (1975):** Nutrients, biomass and primary productivity of nannoplankton in eutrophic Lake Vombsjön, Sweden. *Oikos* 26: 121-139.
- Ghetti, P.F. y McKenzie, K. (1981):** *Ostracodi* (Crustacea, Ostracoda). Consiglio Nazionale delle ricerche. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. 83 pp.
- Gibbs, J.P. (2000):** Wetland loss and biodiversity conservation. *Conservation Biology* 14: 314-317.
- Gilbert, J.J. y Burns, C.W. (1999):** Some observations on the diet of the backswimmer, *Anisops wakefieldi* (Hemiptera: Notonectidae). *Hydrobiologia* 412: 111-118.
- Gobierno Vasco (1994):** **Caracterización y tipificación ecológica de los humedales de interior de la Comunidad Autónoma del País Vasco.** Departamento de Urbanismo, Vivienda y Medio Ambiente. Departamento de Ecología. U.A.M. Informe Técnico.
- Gobierno Vasco (1996):** **Estudio hidrogeológico de las lagunas de Laguardia, Álava.** Departamento de Ordenación del Territorio, Vivienda y Medio Ambiente. Lurgintza, Ingeniería Geológica. S.L. Informe Técnico.
- Gobierno Vasco (1998):** **Avance del Plan Territorial Sectorial de Zonas Húmedas.** Departamento de Ordenación del Territorio, Vivienda y Medio Ambiente.
- Gobierno Vasco (2001):** **Plan Territorial Sectorial de Zonas Húmedas.** Departamento de Ordenación del Territorio, Vivienda y Medio Ambiente.
- Gobierno Vasco (2004):** **Puesta en marcha de una red de seguimiento de la calidad ecológica de los humedales interiores de la C.A.P.V.** Departamento de Ordenación del Territorio y Medio Ambiente. Fundación General de la U.A.M. Informe Técnico.
- Gobierno Vasco (2005):** **Red de seguimiento de la calidad ecológica de los humedales interiores de la C.A.P.V. (Ciclo hidrológico 2004/05).** Departamento de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Dirección de Aguas. Fundación General de la U.A.M. Informe Técnico.
- Gobierno Vasco (2006):** **Red de seguimiento de la calidad ecológica de los humedales interiores de la C.A.P.V. (Ciclo hidrológico 2005/06).** Departamento de Medio Ambiente

- y Ordenación del Territorio. Dirección de Aguas. Fundación General de la U.A.M. Informe Técnico.
- Golterman, H.L. (1975):** *Physiological limnology*. Elsevier, Amsterdam, Oxford y New York, 453 pp.
- Golterman, H.L. (1984):** Sediments, modifying and equilibrating factors in the chemistry of freshwater. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 23-59.
- Golubkov, S., Kemp, R., Golubkov, M., Balushkina, E., Litvinchuk, L., Gubelit, Y. (2007):** Biodiversity and the functioning of hypersaline lake ecosystems from Crimea Peninsula (Black Sea). *Fundamental and Applied Limnology* 169(1): 79-87.
- Gonzalo, A.N. (1981):** *El relieve de La Rioja*. Tesis doctoral, Instituto de Estudios Riojanos.
- Gordon, R.D. y Post, R.L. (1965).** *North Dakota Water Beetles*. North Dakota Insects - Publication N° 5. Department of Entomology, Agricultural Experiment Station, North Dakota State University.
- Granéli, W. y Solander, D. (1988):** Influence of aquatic macrophytes on phosphorus cycling in lakes. *Hydrobiologia* 170(1): 245-266.
- Granéli, W. (1999):** Internal phosphorus loading in Lake Ringsjön. *Hydrobiologia* 404(0): 19-26.
- Green, A.J., Fuentes, C., Moreno-Ostos, E., y da Silva, S.L.R. (2005):** Factors influencing cladoceran abundance and species richness in brackish lakes in Eastern Spain. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* 41(2): 73-81.
- Grillas, P. (1990):** Distribution of submerged macrophytes in the Camargue in relation to environmental factors. *Journal of Vegetation Science* 1: 339-402.
- Grillas, P., García Murillo, P., Geertz-Hansen, O., Marbá, N., Montes, C., Duarte, C., Tan Ham, L. y Grossman, A. (1993a):** Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh: abundance and relationship with established vegetation. *Oecologia* 94: 1-6.
- Grillas, P., van Wijck, C. y Bonis, A. (1993b):** The effect of salinity on the dominance-diversity relations of experimental macrophyte communities. *Journal of Vegetation Science* 4: 453-460.
- Gu, B.H., Schell, D.M., Alexander, V. (1994):** Stable Carbon and Nitrogen Isotopic Analysis of the Plankton Food-Web in a Sub-Arctic Lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51 (6): 1338-1344.
- Gu, B.H., Alexander, V., Schell, D.M. (1997):** Stable isotopes as indicators of carbon flows and trophic structure of the benthic food web in a subarctic lake. *Arch. Hydrobiol.* 138 (3): 329-344.
- Guerlesquin, M. (1992):** Systématique et biogéographie du genre *Lamprolaima* (Characées) Caractéristique des biotopes aquatiques saumâtres. *Revue des Sciences de l'Eau* 5: 415-430.
- Guerrero, M.C., Balsa, J., Pascual, M., Martínez, B. y Montes, C. (1991):** Caracterización limnológica de la laguna Salada de Chiprana (Zaragoza, España) y sus comunidades de bacterias fototróficas. *Limnetica* 7: 83-96.
- Gunnars, A., Blomqvist, S., Johansson, P y Andersson, C. (2002):** Formation of Fe(III) oxyhydroxide colloids in freshwater and brackish seawater, with incorporation of phosphate and calcium. *Geochimica et cosmochimica acta* 66(5): 745-758.
- Haines, K.C. y Weeler, P.A. (1978):** Ammonium and nitrate uptake by the marine macrophytes *Hypnea musciformis* (Rhodophyta) and *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 14: 319-324.

- Halemejko, G.Z. y Chrost, R.J. (1984):** The role of phosphatases in phosphorus mineralization during decomposition of lakes phytoplankton blooms. **Archiv für Hydrobiologie** 101(4): 489-502.
- Hall, K.J. y Northcote, T.G. (1990):** Production and decomposition processes in a saline meromictic lake. **Hydrobiologia** 197: 115-128.
- Hammer, U.T., Walker, K.F. y Williams, W.D. (1973):** Derivation of daily phytoplankton production estimates from short-term experiments in some shallow, eutrophic Australian saline lakes. **Australian Journal of Marine and Freshwater Research** 24(3): 259-266.
- Hammer, U.T. (1980): Primary production: geographical variations.** En: Le Cren, E.D. y Lowe-McConnell, R.H. (Eds.) **The functioning of freshwater ecosystems** (pp. 235-246). Cambridge: Cambridge University Press.
- Hammer, U.T., Shames, J. y Haynes, R.C. (1983)** The distribution and abundance of algae in saline lakes of Saskatchewan, Canada. **Hydrobiologia** 105 (1): 1-26.
- Hammer, U.T. (1986): Saline lake ecosystems of the world.** Monographiae Biologicae 59. Junk Publ. 616 pp.
- Hampton, S.E. y Gilbert, J. (2000):** Direct and indirect effects of juvenile *Buenoa macrotibialis* (Hemiptera: Notonectidae) on the zooplankton of a shallow pond. **Limnol. Oceanogr.** 45 (4): 1006-1012.
- Hanisak, M.D. (1979):** Nitrogen limitation of *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* as determined by tissue analysis. **Marine Biology** 50 (4): 333-337.
- Hart, E.A. y Lovvorn, J.R. (2000):** Vegetation dynamics and primary production in saline, lacustrine wetlands of a Rocky Mountain basin. **Aquatic Botany** 66(1): 21-39.
- Hasle, G. R. (1978): The inverted microscope method** In: Sournia, A. (Ed.): **Phytoplankton Manual UNESCO. Monogr. Oceanogr. Method. Paris** 6: 88-97.
- Hassan, G.S., Tietze, E., De Francesco, C.G. (2009):** Modern diatom assemblages in surface sediments from shallow lakes and streams in southern Pampas (Argentina). **Aquat. Sci.** 71: 487-499.
- Hatcher, B.G., Chapman, A.R.O. y Mann, K.H. (1977):** An annual carbon budget for the kelp *Laminaria longicruris*. **Mar. Biol.** 44: 85-96.
- Haubois, A.-G., Sylvestre, F., Guarini, J.-M., Richard, P. Y Blanchard, G.F. (2005):** Spatio-temporal structure of the epipelagic diatom assemblage from an intertidal mudflat in Marennes-Oléron Bay, France. **Estuarine, Coastal and Shelf Science** 64: 385-394.
- Heino, J., Bini, L.M., Karjalainen, S.M., Mykka, H., Soinen, J., Vieira, L.C.G. y Diniz, J.A.F. (2010):** Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? **Oikos** 119(1): 129-137.
- Hellström, T. (1991):** The effect of resuspension on algal production in a shallow lake. **Hydrobiologia** 213: 183-190.
- Herbst, D.B. y Blinn, D.W. (1998):** Experimental mesocosm studies of salinity effects on the benthic algal community of a saline lake. **Journal of Phycology**, 34(5): 772-778.
- Herwig, B.R., Soluk, D.A., Detmers, J.M. y Wahl, D.H. (2004):** Trophic structure and energy flow in backwater lakes of two large floodplain rivers assessed using stable isotopes. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** 61: 12-22.
- Hill, B.H., Stevenson, R.J., Pan, Y., Herlihy, A.T., Kaufmann, P.R., Johnson, C.B. (2001):** Comparison of correlations between environmental characteristics and stream diatom assemblages characterized at genus and species levels. **Journal of the North American Benthological Society** 20 (2): 299-310.

- Hoppe, H.G. (1983):** Significance of exoenzymatic activities in the ecology of brackish water: measurements by means of methylumbelliferyl-substrates. **Marine Ecology Progress Series** 11: 299-308.
- Hosper, S.H. (1989):** Biomanipulation, new perspectives for restoration on shallow, eutrophic lakes in the Netherlands. **Hydrobiological Bulletin** 23: 5-10.
- House, W.A. (1990):** The prediction of phosphate coprecipitation with calcite in freshwaters. **Water Res.** 24:1017-1023.
- Hutchinson, G.E. (1975): A treatise on Limnology.** Vol.III. Limnological Botany. Wiley Interscience. 660 pp.
- Huss, A.A. y Wehr, J.D. (2004):** Strong indirect effects of a submersed aquatic macrophyte, *Vallisneria americana*, on bacterioplankton densities in a mesotrophic lake. **Microbial Ecology** 47(4): 305-315.
- Ittis, A. (1974):** Le phytoplancton des eaux natronées du Kanem (Tchad). Doctoral thesis. University of Paris.
- Jakobsen, T.S., Hansen, P.B., Jeppesen, E. y Sondergaard, M. (2004):** Cascading effect of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* on community composition, size, biomass and diversity of phytoplankton in shallow, eutrophic brackish lagoons. **Marine Ecology-Progress Series** 279: 305-309.
- Janatkova, K. y Nemkova I. (2009):** Silica scaled chrysophytes of Southern Bohemian water bodies, including *Mallomonas conspersa* Durrschmidt with occurrence so far reported from Japan and New Zeland. **FOTTEA** 9 (1): 93-99.
- Jeffrey, S. W. y Humphrey G. F. (1975):** New Spectrophotometric equations for determinig clorophylls, a,b,c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. **Biochem. Physiol, Pflanzen:** 191-194.
- Jellison, R. y Melack, J.M. (1988):** Photosynthetic activity of phytoplankton and its relation to environmental factors in hypersaline Mono Lake, California. **Hydrobiologia** 158 (1):69-88.
- Jepessen, E., Sondergaard, M., Pedersen, A.R., Juergens, K., Strzelczak, A., Lauridsen, T.L. yJohansson, L.S. (2007):** Salinity induced regime shift in shallow brackish lagoons. **Ecosystems** 10(1): 47-57.
- Jewson, D.H. (1976):** The interaction of components controlling net phytoplankton photosynthesis in a well-mixed lake (Lough Neagh, Northern Ireland). **Freshwater Biol.**, 6: 551-576.
- Jin, X., Wang, S., Pang, Y. y Wu, F.C. (2006):** Phosphorus fractions and the effect of pH on the phosphorus release of the sediments from different trophic areas in Taihu Lake, China. **Environmental Pollution** 139: 288-295
- Johansson, N. y Grane, E. (1999):** Influence of different nutrient conditions on cell density, chemical composition and toxicity of *Prymnesium parvum* (Haptophyta) in semi-continuous cultures. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 239: 243–258)
- John, D. M., Whitton, B. A., y Brook, A. J. ed. (2002):** The freshwater algal flora of the British Isles. An identification.
- Jones, R.C. (1990):** The effect of submersed aquatic vegetation on phytoplankton and water quality in the tidal freshwater Potomac river. **Journal of Freshwater Ecology** 5: 279-288.
- Jørgen, K., y Preisig, H. R. (2007):** Chrysophyte and Haptophyte Algae. Teil 2 / Part 2: Synurophyceae. SüBwasserflora.
- Jørgensen, E.G. (1968):** The Adaptation of Plankton Algae. II. Aspects of the Temperature Adaptation of *Skeletonema costatum*. **Physiologia Plantarum** 21 (2): 423-427.

- Kadlubowska, J. Z. (1984): Conjugatophyceae I. Chlorophyta VIII. Zygnematales.** In: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. and Mollenhauer, D. (eds.). Süßwasserflora von Mitteleuropa. Ed. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart. New York: 532 pp.
- Kahn, A.E. y Durako, M.J. (2005):** The effect of salinity and ammonium on seed germination in *Ruppia maritima* from Florida bay. **Bulletin of Marine Science** 77(3): 453–458,
- Kalff, J. (2002): Limnology. Inland Water Ecosystem.** Prentice Hall. London.
- Kamer, K., Fong, P., Kennison, R.L. y Schiff, K. (2004):** The relative importance of sediment and water column supplies of nutrients to the growth and tissue nutrient content of the green macroalga *Enteromorpha intestinalis* along an estuarine resource gradient. **Aquatic Ecology** 38: 45-56.
- Khan, M.A. (1993):** Species Composition and Some Ecological Notes on Diatom Communities of a Lotic Environment in Tarhunāh, Libya. **Acta hydrochimica et hydrobiologica** 22 (1): 28-31.
- Khan, T.A. (2003a):** Limnology in four saline lakes in western Victoria, Australia. **Limnologica** 33 (4): 316-326.
- Khan, T.A. (2003b):** Limnology in four saline lakes in western Victoria, Australia II. Biological parameters. **Limnologica** 33 (4): 327-339.
- Khan, T.A., Wilson, M.E. y Khan, M.I. (2003):** Evidence for invasive carp mediated trophic cascade in shallow lakes of western Victoria, Australia. **International Conference on Limnology of Shallow Lakes, Hydrobiologia** 506(1-3): 465-472.
- Kim, Y.S., Choi, J.S., Kim, J.H., Kim, S.C., Park, J.W., Kim, H.S. (2008):** The effects of effluent from a closed mine and treated sewage on epilithic diatom communities in a Korean stream. **Nova Hedwigia** 86 (3-4): 507-524.
- Kingsford, R.T. (2000)** Ecological impacts of dams, water diversions and river management on floodplain wetlands in Australia. **Austral Ecology** 25(2): 109-127.
- Kirk, J.T.O. (1994): Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems.** Second edition. Cambridge University Press. 509 pp.
- Kirkman, H. y Reid, D.D. (1979):** A study of the role of the seagrass *Posidonia australis* in the carbon budget of an estuary. **Aquat. Bot.** 7: 173-183.
- Klaveness, D. (1985):** Classical and modern criteria for determining species of cryptophyceae. **Bulletin of Plankton Society of Japan** 32 (2): 111-123.
- Komárek, T. y B. Fott (1983): Chlorophyceae (Grünalgen), Ordnung: Chlorococcales.** In Huber-Pestalozzi, G. (ed.): Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie. 7 Teil. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart, 1044 pp.
- Komárek, J. y Anagnostidis, K. (1999): Cyanoprokaryota. Teil 1: Chroococcales.** In: Ettl, H., Gärtner, G., Heynig, H. and Mollenhauer, D. (eds.). Süßwasserflora von Mitteleuropa. Fischer Verlag. Jena. Stuttgart: 548 pp.
- Komárek, J., y Anagnostidis, K. (2005): Cyanoprokaryota II (Oscillatoriales).** Bd. 19/2 . In: Büdel, B., Gärther, G., Krienitz, L., Schagerl, K. (eds.). Süßwasserflora von Mitteleuropa. Ed. Spektrum Akademischer Verlag, 759 pp.
- Korb, R.E. y Gerard, V.A. (2000):** Nitrogen assimilation characteristics of polar seaweeds from differing nutrient environments. **Marine Ecology Progress Series.** 198:83-92.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. (1986): Bacillariophyceae.** Süßwasserflora von Mitteleuropa. Band 2. Gustav Fisher Verlag, Jena.
- Krammer, K y Lange-Bertalot, H (1988): Bacillariophyceae 3.Teil Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Bacillariophyceae.** Süßwasserflora von Mitteleuropa. Band 2/1. Gustav Fisher Verlag, Jena.

- Krammer, K y Lange-Bertalot, H (1991a): Bacillariophyceae 3.**Teil Centrales, Fragilariaceae, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Band 2/3. Gustav Fisher, Jena.
- Krammer, K. y Lange-Bertalot, H. (1991b): Bacillariophyceae 4.**Teil Achnantaceae. Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Band 2/4. Gustav Fisher, Jena.
- Krammer, K. (2002):** Cymbella. En: **Diatoms of Europe.** Diatoms of the European Inland Waters and Comparable habitats. H. Lange Bertalot (ed.). Vol 3. Koenigstein. ARG Gantner Verlag K.G. 584 pp.
- Kristiansen, J. y Preisig, H. R. (Eds.) (2001):** Encyclopedia of Chrysophyte genera. **Bibliotheca Phycologica**, Band 110.J. Cramer. Berlin-Stuttgart, 260 pp.
- Kristiansen, J. (2008):** Dispersal and biogeography of silica-scaled chrysophytes. **Biodiversity and conservation** 17 (2): 419-426.
- Kritzberg, E.S., Cole, J.J., Pace, M.L., Granéli, W. Y Bade, D.L. (2004):** Autochthonous versus allochthonous carbon sources of bacteria: Results from whole-lake ¹³C addition experiments. **Limnology and Oceanography** 49 (2): 588-596.
- Kufel, L. y Kufel, I. (2002):** Chara beds acting as a nutrient sinks in shallow lakes-a review. **Aquatic botany** 72: 249-260.
- Lambert-Servien, E.; Clemenceau, G.; Gabory, O.; Dovillard, E. y Havry, J. (2006):** Stoneworts (Characeae) and associated macrophyte species as indicators of water quality and human activities in the Pays-de-la-Loire region, France. **Hydrobiologia** 570: 107-115.
- Lange-Bertalot, H. (2001): Navicula sensu stricto.** 10 Genera separated from Navicula sensu lato Frustulia. En: Diatoms of Europe. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable habitats. H. Lange-Bertalot (ed.). Vol 2. Koenigstein. ARG Gantner Verlag K.G. 526 pp.
- Lasternas, S., Tunin-Ley, A., Ibañez, F., Andersen, V., Pizay, M.D. y Lemée, R. (2008):** Dynamics of microphytoplankton abundance and diversity in NW Mediterranean Sea during late summer condition (DYNAPROC 2 cruise; September–October 2004). *Biogeosciences Discuss.*, 5, 5163–5202, 2008
- Lazarek, S. (1985):** Epiphytic algal production in the acidified Lake Gårdsön, SW Sweden. *Ecological Bulletins* 37: 213-218.
- Leland, H.V.; Brown, L.R. y Mueller, D.K. (2001):** Distribution of algae in the San Joaquin River, California, in relation to nutrient supply, salinity and other environmental factors. **Freshwater biology** 46 (9): 1139-1167.
- Leoni, V., Vela, A., Pasqualini, V., Pergent-Martini, C. y Pergent, G. (2008):** Effects of experimental reduction of light and nutrient enrichments (N and P) on seagrasses: a review. **Aquatic Conservation- Marine and Freshwater Ecosystems** 18(2): 202-220.
- Lessman, D.; Fyson, A. y Nixdorf, B. (2000):** Phytoplankton of the extremely acidic mining lakes of Lusatia (Germany) with pH<=3. **Hydrobiologia** 433 (1-3): 123-128.
- Letanskaya, G. (2000):** Phytoplankton monitoring of Lake Ladoga. **Proceedings of the third international lake ladoga symposium, 1999.** 129: 114-121.
- Leung S.S.C.; MacKinnon, M.D. y Smith, R.E.H. (2001):** Aquatic reclamation in the Athabasca, Canada, oil sands: Naphthenate and salt effects on phytoplankton communities. **Environmental toxicology and chemistry** 20 (7): 1532-1543.
- Liboriussen, L.L. y Jeppesen, E. (2003):** Temporal dynamics in epipelagic, pelagic and epiphytic algal production in a clear and a turbid shallow lake. **Freshwater Biology** 48 (3): 418–431.
- López, P. (1984):** Aguas Salinas epicontinentales próximas a la costa mediterránea española. Estudio del medio. Tesis doctoral, Univ. Barcelona. 331 pp.

- López-Archilla, A.I., Mollá, S., Coletto, M.C., Guerrero, M.C., Montes, C. (2004):** Ecosystem metabolism in a Mediterranean shallow lake (Laguna de Santa Olalla, Doñana National Park, SW Spain) **Wetlands** 24(4):848-858.
- Love, R.J.R. y Robinson, G.G.C. (1977):** The primary productivity of submerged macrophytes in West Blue Lake, Manitoba. **Can. J. Bot.** 55: 118-127.
- Lund, J. W. G.; Kipling, C. y Le Cren, E. D. (1958):** The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. **Hydrobiologia** 11: 143-170.
- Lürling, M., van Geest, G. y Scheffer, M. (2006):** Importance of nutrient competition and allelopathic effects in suppression of the green alga *Scenedesmus obliquus* by the macrophytes *Chara*, *Elodea* and *Myriophyllum*. **Hydrobiologia** 556: 209–220.
- Macklon A.E.S., Ron, M.M. y Sim, A. (1990):** Cortical cell fluxes of ammonium and nitrate in excised root segments of *Allium cepa* L., studies using ¹⁵N. **Journal of Experimental Botany** 41: 359-370.
- Macko, S.A. y Estep, M.L.F. (1984):** Microbial alteration of stable nitrogen and carbon isotopic compositions of organic matter. **Organic Geochemistry** 6: 787-790.
- Macko, S.A., Lee, W.Y. y Parker, P.L. (1982):** Nitrogen and carbon isotope fractionation by two species of marine amphipods: Laboratory and field studies. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 63: 145-149.
- Mahar, M.A., Jafri, S.I.H., Baloch, W.A. (2008):** Seasonal variation and species composition of crustacean zooplankton (Order : Cladocera) in Manchhar lake, Sindh, Pakistan **Journal of Zoology**, 40 (2): 65-68.
- Maicena, M.J. y Soballe, D.M. (1990):** Wind-related limnological variation in Lake Okeechobee, FL. **Lake and Reservoir Management** 6: 93-100.
- Makarewicz, J.C., Bertram, P. Y Lewis, T.W. (1998):** Changes in phytoplankton size-class abundance and species composition coinciding with changes in water chemistry and zooplankton community structure of Lake Michigan, 1983 to 1992. **Journal of Great Lakes research** 24 (3): 637-657.
- Malone, T.C. (1977a):** Environmental Regulation of Phytoplankton Productivity in the Lower Hudson Estuary. **Estuaries and Coastal Marine Science** 5, (2): 157-171.
- Malone, T.C. (1977b):** Light-saturated photosynthesis by phytoplankton size fractions in the New York bight, USA. **Marine Biology** 42 (4): 281-292.
- Mann, C.J. y Wetzel, R.J. (2000):** Effects of the emergent macrophyte *Juncus effusus* L. on the chemical composition of interstitial water and bacterial productivity. **Biogeochemistry** 48(3): 307-322.
- Mangas-Ramírez, E., Sarma, S.S.S. y Nandini, S. (2002):** Combined Effects of Algal (*Chlorella vulgaris*) Density and Ammonia Concentration on the Population Dynamics of *Ceriodaphnia dubia* and *Moina macrocopa* (Cladocera). **Ecotoxicology and Environmental Safety** 51: 216–222.
- Margalef, R. (1953):** Los Crustáceos de las aguas continentales ibéricas. Inst. Forest. Invest. Expér., Madrid. 243 pp.
- Margalef, R. (1983):** Limnología. Ediciones Omega. Barcelona: 1010pp.
- Margalef, R. (1987):** Teoría y modelado de los sistemas fluctuantes. En: Bases Científicas para la Protección de los Humedales de España, pp. 31–42. Madrid: Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
- Margalef, R. (1974):** Ecología. Ediciones Omega. Barcelona. 951pp.
- Margaritora, F.G. (1985):** Fauna d'Italia, Vol. XXIII. **Cladocera**. Edizioni Calderini Bologna. 399 pp.

- Martín, A. y Luna, J.D. (2004): Bioestadística para las ciencias de la salud.** Ediciones Norma-Capitela.
- Martino, P. (1988): Limnología de las lagunas salinas españolas.** Tesis doctoral. U.A.M.
- McCarthy, J.J., Taylor, W.R. y Taft, J.L. (1977):** Nitrogenous nutrition of the plankton in the Chesapeake Bay. 1. Nutrient availability and phytoplankton preferences. **Limnol. Oceanogr.** 22: 996-1011.
- McCarthy, J.J. (1980):** Nitrogen, p. 191-233. En: Morris, I.[ed.]: **The physiological ecology of phytoplankton.** Blackwell.
- McCarthy, J.J. (1981):** The kinetics of nutrient utilization. **Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.** 210: 251-263.
- McCarthy, J.J., Wynne, D. y Berman, T. (1982):** The uptake of dissolved nitrogenous nutrients by Lake Kinneret (Israel) microplankton. **Limnol. Oceanogr.** 27(4): 673-680.
- McCutchan, J.H., Lewis, W.M., Kendall, C., McGrath, C.C. (2003):** Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. **Oikos** 102: 378-390.
- Meili, B.F., Fry, B. y Kling, G.W. (1993):** Fractionation of stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) in the food web of a humic lake. **Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie** 25: 501-510.
- Melack, J.M. (1981):** Photosynthetic activity of phytoplankton in tropical African soda lakes. **Hydrobiologia** 81-82 (1):71-85.
- Merritt, R.W. y Cumings, K.W. (eds.) (1988): An Introduction to the Aquatic Insects of North America.** Second Edition. Kendall/Hunt Publishing Company. 722 pp.
- Middelboe, A.L. y Binzer, T. (2004):** Importance of canopy structure on photosynthesis in single- and multi-species assemblages of marine macroalgae. **Oikos** 107(2): 422-432.
- Millie, D.F.; Carrick, H.J.; Doering, P.H. y Steidinger, K.A. (2004):** Intra-annual variability of water quality and phytoplankton in the North Fork of the St. Lucie River Estuary, Florida (USA): a quantitative assessment. **Estuarine coastal and shelf science** 61 (1): 137-149.
- Minagawa, M., y Wada, E. (1984):** Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between ^{15}N and animal age. **Geochimica et Cosmochimica Acta** 48 (5): 1135-1140.
- Mitsch, W. J. y Gosselink, J. G. (2000): Wetlands,** 3rd ed. Wiley and Sons, New York.
- Montes, C., Amat, J.A. y Ramírez-Díaz, L. (1982):** Distribución temporal de las características Físico-Químicas y Biológicas de las aguas de algunos ecosistemas acuáticos del Bajo Guadalquivir (SW. España) a lo largo de un ciclo anual. **Publicado en Anales de la Universidad de Murcia.** Volumen XXXVIII- Núm. 1-4-Fac. Ciencias- Curso 1979-80.
- Montes, C. y Martino, P. (1987):** Las lagunas salinas españolas. Real academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. **Seminario sobre Bases Científicas para la Protección de los Humedales en España.**
- Montesanto, B., Ziller, S. y Coste, M. (1999):** Epilithic diatoms and biological quality of Stratonikon mountain creeks, Chalkidiki (Greece). **Cryptogamie Algologie** 20(3): 235-251.
- Moore, E.W. (1939):** Graphic determination of carbon dioxide and the three forms of alkalinity. **Journal of American Water Works Association** 31: 51-66.
- Moretti, G. (1983): Tricotteri (Trichoptera).** Consiglio Nazionale delle ricerche AQ/1/196 Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. 155 pp.
- Morin, J. Y Morse, J.W. (1999):** Ammonium release from resuspended sediments in the Laguna Madre estuary. **Marine Chemistry** 65(1-2): 97-110.

- Morris I. Y Farrell, K. (1971):** Photosynthetic Rates, Gross Patterns of Carbon Dioxide Assimilation and Activities of Ribulose Diphosphate Carboxylase in Marine Algae Grown at Different Temperatures. **Physiologia Plantarum** 25 (3): 372-377.
- Moss, B. Balls, H., Booker, I., Manson, K., y Timms, M. (1988):** Problems in the construction of a nutrient budget for the River Bure and its Broad (Norfolk) prior to its restoration from eutrophication. En: Round, F.E. (ed.): **Algae in aquatic Enviroment** pp. 326-352. Biopress. Bristol.
- Moss, B., (1994):** Brackish and freshwater shallow lakes – different systems or variations on the same theme? **Hydrobiologia** 275/276: 1-14.
- Moyle, J.B. (1945):** Some chemical factors influencing the distribution of aquatic plants in Minnesota. **American Midland Naturalist** 34: 402-420.
- Mungoma, S. (1990):** The alkaline saline lakes of Uganda: a review. **Hydrobiologia** 208 (1-2): 75-80.
- Muñoz, I., Rodrigues-Capítulo, A., Camacho, A. González, J.M., Romaní, A.M. y Sabater, S. (2009):** Flujo de energía en el ecosistema fluvial. Producción primaria y producción secundaria. Cap. 18: 323-346. En: Elosegui, A. y Sabater, S. (Eds.): **Conceptos y técnicas en ecología fluvial**. Fundación BBVA.
- Murillo, J. y Recasens, L. (1986):** Hábitos alimentarios de *Sigara lateralis* (Heteroptera, Corixidae). **Misc. Zool.** 10: 135-140.
- Murphy, T.P. (1980):** Ammonia and nitrate Uptake in the Lower Great Lakes. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** 37(9): 1365–1372.
- Murphy, T.P., Hall, K.J. y Yesaki, I. (1983):** Coprecipitation of phosphate with calcite in a naturally eutrophic lake. **Limnol. Oceanogr.** 28(1): 58-69.
- Needham, J.G. y Needham, P.R. (1978):** Guía para el estudio de los seres vivos de las aguas dulces. Ed. Reverté. S.A. 131 pp.
- Nieser, N., Baena, M., Martínez-Avilés, J. y Millán A. (1994):** **Claves para la identificación de los heterópteros acuáticos (nepomorpha y gerromorpha) de la Península Ibérica- Con notas sobre las especies de las Islas Azores, Baleares, Canarias y Madeira.** Claves de Identificación de la Flora y Fauna de las Aguas Continentales de la Península Ibérica. Publicación N° 5. Asociación Española de Limnología.
- Nilsson, C. y Sundback, K. (1996):** Amino acid uptake in natural microphytobenthic assemblages studied by microautoradiography. **Hydrobiologia** 332(2): 119-129.
- Noe, G.B., Childers, D.L., Jones, R.D. (2001):** Phosphorus Biogeochemistry and the impact of Phosphorus Enrichment: Why is the Everglades so Unique? **Ecosystems** 4: 603-624.
- Novarino, G. y Lucas, I. A. N. (1993):** Some proposals for a new classification system of the Cryptophyceae. **Botanical Journal of the Linnean Society** 111: 3-21.
- Novarino, G. y Lucas I. A. N. (1995):** A zoological classification system of cryptomonads. **Acta Protozoologica** 34: 173-180.
- OCDE (1982): Eutrophication of waters: monitoring, assesment and control.** Organization of Economic Cooperation and Developments. Paris.
- Odum, E.P. (1995): Ecología. Peligra la vida.** Interamericana. McGraw-Hill. 268 pp.
- Oduor, S.O. y Schagerl, M. (2007):** Phytoplankton primary productivity characteristics in response to photosynthetically active radiation in three Kenyan Rift Valley saline-alkaline lakes. **Journal of Plankton Research** 29: 1041-1050.
- Ohtsuka, T. y Fujita, Y. (2001):** The diatom flora and its seasonal changes in a paddy field in Central Japan. **Nova hedwigia** 73(1): 97-128.
- Osterhaut, W.J.V. y Haas, A.R.C. (1918):** On the dynamics of photosynthesis. **Journal of General Physiology** 1: 1-16.

- Otsuki, A. y Wetzel, R.C. (1972): Coprecipitation of Phosphate with Carbonates in a Marl-lake. **Limnology & Oceanography** 17 (5): 763-767.
- Ozimek, T., Van Donk, E. y Gulati, R.D. (1993): Growth and nutrient uptake by two species of *Elodea* in experimental conditions and their role in nutrient accumulation in a macrophyte-dominated lake. **Hydrobiologia** 251: 13–18.
- Parsons, M.C. (1970): Respiratory Significance of the Thoracic and abdominal Morphology of the Three Aquatic Bugs *Ambrysus*, *Notonecta* and *Hesperocorixa* (Insecta, Heteroptera). **Z. Morph. Tiara** 66: 242-298.
- Patel, P.R. y Brown, W.E. (1975): Thermodynamic solubility product of human tooth enamel powdered samples. **J. Dent. Res.** 54:728-736.
- Peckarsky, B.L., Fraissinet, P.R., Penton, M.A., y Conklin, D.J. Jr. (1990): Aquatic and Semiaquatic Hemiptera. En: **Freshwater Macroinvertebrates of Northeastern North America**. Cornell University Press. Capítulo 7. 80-95.
- Peletier, H. (1996): Long-term changes in intertidal estuarine diatom assemblages related to reduced input of organic waste. **Marine Ecology Progress Series** 137: 265-271.
- Peters, R.H. (1977): The unpredictable problems of trophodynamics. **Environmental Biology of Fishes** 2: 97–101.
- Peterson, B.J., Howarth, R.W. y Garritt, R.H. (1986): Sulfur and Carbon Isotopes as Tracers of Salt-Marsh Organic Matter Flow. **Ecology** 67(4): 865-874.
- Peterson, B.J. y Fry, B. (1987): Stable isotopes in ecosystem studies. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 18: 293-320.
- Peterson, B.J. (1999): Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: A review. **Acta Oecologica** 20 (4): 479-487.
- Philibert, A. y Prairie, Y.T. (2002): Is the introduction of benthic species necessary for open-water chemical reconstruction in diatom-based transfer functions? **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** 59 (6): 938–951.
- Phillips, G., Eminson, D. y Moss, B. (1978): A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophic freshwaters. **Aquatic Botany** 4: 103-126.
- Pirisinu, Q. (1981): **Palpicorni** (Coleoptera: Hydraenidae, Helophoridae, Spercheidae, Hydrochidae, Hydrophilidae, Sphaeridiidae). Consiglio Nazionale delle ricerche AQ/1/128. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. 97 pp.
- Platt, T., Gallegos, C.L., Harrison, W.G. (1980): Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. **Journal of Marine Research** 38 (4): 687-701.
- Polis, G.A. (1991): Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory. **American Naturalist** 138: 123-155.
- Pond, R.H. (1905): The relation of aquatic plants to the substratum (contributions to the biology of the Great Lakes). **Report of the US Fish Commission** 21: 483-526.
- Pontin, R.M. (1978): **A Key to British Freshwater Planktonic Rotifera**. Freshwater Biological Association. Scientific Publication N°38. 178 pp.
- Popovský, J. y Pfister L. A. (1990): **Dinophyceae (Dinoflagellida)**. In: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. and Mollenhauer, D. (eds.). Süßwasserflora von Mitteleuropa. Ed. Gustav Fischer Verlag. Jena. Stuttgart: 272pp.
- Por, F.D. (1980): A classification of hypersaline waters, based on trophic criteria. **Marine biology** 1: 121-131.
- Post, D.M. (2002): Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods and assumptions. **Ecology** 83 (3): 703-718.

- Priebe, Ch. y Florín, M. (1994): *Ruppia drepanensis* Tineo (*Potamogetonaceae*): Biomass and flowering in two saline lakes. **Verhandlungen International Verein Limnologie** 25: 2255-2258.
- Prygiel, J. y Coste, M. (2000): **Guide Méthodologique pour la mise en oeuvre de L'Indice Biologique Diatomées**. Agences de l'Eau, Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Direction de l'Eau. 134p.
- Quesada, A. (2005): Estudio de redes tróficas de ecosistemas acuáticos mediante $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. En: Alcorlo, P.; Redondo, R. y Toledo, J. (Eds.) **Nuevas técnicas metodológicas aplicadas al estudio de los sistemas ambientales: los isótopos estables**. 259-270. Cargraphics.
- Rahaman, A.A. (2006): Plankton communities in hypersaline waters of Indian solar saltworks. **Proceedings of the 1st International Conference on the Ecological Importance of Solar Saltworks**: 259-268.
- Rau, G.H. (1980): Carbon-13/Carbon-12 Variation in Subalpine Lake Aquatic Insects: Food Source Implications. **Canadian journal of fisheries and aquatic sciences** 37 (4): 742-746.
- Reddy, K.R., Kadlec, R.H., Flaig, E. y Gale, P.M. (1999): Phosphorus Retention in Streams and Wetlands: A Review. **Critical Reviews in Environmental Science and Technology**, 29(1): 83-146.
- Reina, J. (2005): Introducción histórica del cultivo de la vid y situación actual del cultivo de la vid. Revista digital "**Investigación y educación**" 20(3).
- Remesal, A. y López, E. (2008): Fertilización racional para el viñedo de Rioja Alavesa con el objetivo de la máxima calidad. **Sustral** 3-2008: 51-55.
- Reynolds, J.D. (1975): Feeding in Corixids (Heteroptera) of small alkaline lakes in central British Columbia. **Verh. Internat. Verein. Limnol.** 19: 3064-3072.
- Reynolds, J.D. y Scudder, G.G.E. (1987): Experimental evidence of the fundamental feeding niche in *Cenocorixa* (Hemiptera: Corixidae). **Canadian Journal of Zoology** 65 (4): 967-973.
- Richardson, C.J. (1985): Mechanisms Controlling Phosphorus Retention Capacity in Freshwater Wetlands. **Science** 228 (4706): 1424-1427.
- Roberts, R.D., Arts, M.T., Evans, M.S. y Waiser, M.J. (1994): The coupling of heterotrophic bacterial and phytoplankton production in a hypertrophic, shallow prairie lake. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** 51(10): 2219-2226.
- Robinson, A. (1995): Small and seasonal does not mean insignificant: why it's worth standing up for tiny and temporary wetlands. **Journal of Soil and Water Conservation** 50: 586-590.
- Robinson, C. T., Rushforth, S.R. y Burgherr, P. (2000). Seasonal effects of disturbance on a lake outlet algal assemblage. **Arch. Hydrobiol.** 148: 283-300.
- Robinson, G.G.C., Gurney, S.E. y Goldsborough, L.G. (1997): The primary productivity of benthic and planktonic algae in a prairie wetland under controlled water-level regimes. **Wetlands** 17(2): 182-194.
- Rodgers, J.H., Jr. (2008): Algal Toxins in Pond Aquaculture. Southern Regional Aquaculture Center. 4605.
- Rodhe, W. (1969): **Crystallization of eutrophication concepts in Northern Europe**. En **Eutrophication: causes, consequences, correctives**. 50-64. Washington: National Academy of Science.
- Roex, E.W.M., Van Gestel, C.A.M., Van Wezel, A.P. y Van Straalen, N. (2000): Ratios between acute aquatic toxicity and effects on population growth rates in relation to toxicant mode of action. **Environ. Toxicol. Chem.** 19: 685-693.

- Rojo, C., Rodrigo, M.A., Salazar, G., Alvarez-Cobelas, M. (2008):** Nitrate uptake rates in freshwater plankton: the effect of food web structure. **Marine and freshwater research** 59 (8): 717-725.
- Rossaro, B. (1982): Chironomidi, 2** (Diptera, Chironomidae: Orthocladiinae). Consiglio Nazionale delle ricerche AQ/1/171. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. 80 pp.
- Rose, C. y Axler, R.P. (1995):** Uses of alkaline phosphatase activity in evaluating phytoplankton community phosphorus deficiency. **Hydrobiologia** 361: 145-156.
- Rørslett, B., Berge, D. y Johansen, S.W. (1986):** Lake enrichment by submersed macrophytes: a Norwegian whole-lake experience with *Elodea canadensis*. **Aquatic Botany** 26: 325-340.
- Rott, E. (1981):** Some results from phytoplankton counting intercalibrations. **Schweiz Z. Hydrol** 43, 1: 34-62.
- Ryding, S.O. (1985):** Chemical and microbiological processes as regulators of exchange of substances between sediments and water in shallow eutrophic lakes. **Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.** 70: 657-702.
- Rysgaard, S., Thastum, P., Dalsgaard, T., Christensen, P.B. y Sloth, N.P. (1999):** Effects of salinity on NH_4^+ adsorption capacity, nitrification, and denitrification in Danish estuarine sediments. **Estuaries** 22(1): 21-30.
- Sabater, S., Gregory, S.V. y Sedell, J.R. (1998):** Community dynamics and metabolism of benthic algae colonizing wood and rock substrata in a forest stream. **Journal of Phycology** 34: 561-567.
- Sabater, S. (2000):** Diatom communities as indicators of environmental stress in the Guadiamar River, S-W. Spain, following a major mine tailings spill. **Journal of Applied Phycology** 12: 113-124.
- Sahuquillo, M., Miracle, M.R., Rieradevall, M. y Kornijów, R. (2008):** Macroinvertebrates assemblages on reed beds, with special attention to Chironomidae (Diptera), in Mediterranean shallow lakes. **Limnetica** 27 (2): 239-250.
- Salm, C.R., Saros, J.E., Fritz, S.C., Osburn, C.L., Reineke, D.M. (2009):** Phytoplankton productivity across prairie saline lakes of the Great Plains (USA): a step toward deciphering patterns through lake classification models. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** 66(9): 1435-1448.
- Sánchez Navarro, J.A., Pérez, A. y San Román, J. (1994):** El drenaje subterráneo de la Cordillera Ibérica en la Depresión Terciaria del Ebro: aplicación a los depósitos lacustres marginales del Mioceno superior. **Comunicaciones II Congreso del G.E.T. Simposio** (I.G.C.P. nº 324): 279-282.
- Sand-Jensen, K., Binzer, T. y Middelboe, A.L. (2007):** Scaling of photosynthetic production of aquatic macrophytes – a review. **Oikos** 116(2):280-294.
- Santamaría, L., Dias, C., Hootsmans, M.J.M., (1994):** The influence of Ammonia on the growth and photosynthesis of *Ruppia drepanensis* tinea from Donana-National-Park (SW Spain) **Hydrobiologia** 276: 219-231.
- Santamaría, L., Hootsmans M.J.M. y van Vierssen, W. (1995):** Flowering time as influenced by nitrate fertilisation in *Ruppia drepanensis* Tinea. **Aquatic Botany** 52: 45-58.
- Santamaría, L. y Hootsmans M.J.M., (1998):** The effect of temperature on the photosynthesis, growth and reproduction of a Mediterranean submerged macrophyte, *Ruppia drepanensis*. **Aquatic Botany** 60 (2): 169-188.
- Santore, U. J. (1984):** Some aspects of taxonomy in the Cryptophyceae. **The New Phytologist** 98: 627-646.

- Sarma, S.S.S., Mangas-Ramirez, E. y Nandini, S. (2003): Effect of ammonia toxicity on the competition among three species of cladoceran (Crustacea: Cladocera). **Ecotoxicology and Environmental Safety** 55: 227-235.
- Savage, A.A. (1981): The Gammaridae and Corixidae of an inland saline lake from 1975 to 1978. **Hydrobiologia** 76: 33-44.
- Schagerl, M. y Oduor, S.O. (2008): Phytoplankton community relationship to environmental variables in three Kenyan Rift Valley saline-alkaline lakes. **Marine and Freshwater Research** 59(2): 125-136.
- Scheffer, M. (1990): Multiplicity of stable states in freshwater systems. **Hydrobiologia** 200/201: 475-486.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C. y Walker, B. (2001): Catastrophic shifts in ecosystems. **Nature** 413: 591-596.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meir, M-L., Moss, B. y Jeppesen, E. (1993) Alternative equilibria in shallow lakes. **Trends in Ecology and Evolution** 8: 275-279.
- Schoeninger, M.J. y de Niro, M.J. (1984): Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. **Geochimica et Cosmochimica Acta** 48: 625-639.
- Seabloom, E.W., Moloney, K.A. y Van der Valk, A.G., (2001): Constraints on the establishment of plants along a fluctuating water-depth gradient. **Ecology** 82: 2216-2232.
- Seaman, M.T., Ashton, P.J. y Williams, W.D. (1991): Inland salt waters of Southern Africa **Hydrobiologia** 210 (1-2): 75-91.
- Shoaf, W. T. y Lium B. W. (1976): Improved extraction of chlorophyll a and b from algae using dimethyl sulfoxide. **Limnol. Oceanogr.** 21: 926-928.
- Sim, L.L., Chambers, J.M., Davis, J.A. (2006a): Ecological regime shifts in salinised wetland systems. I. Salinity thresholds for the loss of submerged macrophytes. **Hydrobiologia** 573: 89-107.
- Sim, L.L., Davis, J.A., Chambers, J.M. y Strehlow, K. (2006b): What evidence exists for alternative ecological regimes in salinising wetlands? **Freshwater Biology** 51: 1229-1248.
- Simon, N.S. (1989): Nitrogen cycling between sediment and the shallow-water column in the transition zone of the Potomac River and Estuary. II. The role of wind-driven resuspension and adsorbed ammonium. **Estuarine, Coastal and Shelf Science** 28(5): 531-547.
- Sinsabaugh, R.L. (1994): Enzymic analysis of microbial pattern and process. **Biology and Fertility of Soils** 17: 69-74.
- Skovgaard, A., Legrand, C. Hansen, P.J., Granéli, E. (2003): Effects of nutrient limitation on food uptake in the toxic haptophyte *Prymnesium parvum*. **Aquatic microbial ecology** 31: 259-265.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. (1986): **Introducción a la bioestadística**. Ed. Reverté, S.A. Barcelona. 362 pp.
- Solomon, C.T., Carpenter, S.R., Cole, J.J. y Pace, M.L. (2007): Support of benthic invertebrates by detrital resources and current autochthonous primary production: results from a whole lake ¹³C addition. **Freshwater Biology** 53 (1): 42-54.
- Sondergaard, M., Kristensen, P. Y Jeppesen, E. (1992): Phosphorus release from resuspended sediment in the shallow and wind-exposed Lake Arreso, Denmark. **Hydrobiologia** 228: 91-99.
- Sondergaard, M. y Moss, B. (1998): Impact of submerged Macrophytes on Phytoplankton in Shallow Freshwater Lakes. En: Jeppesen, E., Sondergaard, M., Sondergaard, M. y Christoffersen, K. (Eds.) **The structuring role of submerged macrophytes in lakes**. Ecological studies 131. Capítulo 6. 115-132. Springer.

- Spears, B.M., Carvalho, L., Perkins, R y Paterson, D.M. (2008):** Effects of light on sediment nutrient flux and water column nutrient stoichiometry in a shallow lake. **Water research** 42(4-5): 977-986.
- Sprules, W.G. y Bowerman, J.E. (1988):** Omnivory and food chain length in zooplankton food webs. **Ecology**, 69: 418-426.
- Starmach, K. (1985): Chrysophyceae und Haptophyceae.** In: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. and Mollenhauer, D. (eds.). Süßwasserflora von Mitteleuropa. Ed. VEB Gustav Fischer Verlag. Jena: 515 pp.
- Steeman Nielsen, E. (1975): Marine photosynthesis.** Elsevier, Amsterdam, 141 pp.
- Steeman Nielsen, E., y Jørgensen, E. J. (1968):** The adaption of plankton algae. **Physiologia Plantarum** 21, 401-413.
- Stella, E. (1982): Calanoidi** (Crustacea, Copepoda, Calanoida). Consiglio Nazionale delle ricerche AQ/1/40. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. 66 pp.
- Stella, E. (1984):** Fauna d'Italia, Vol. XXI. **Crustacea. Copepoda: Calanoida (d'aqua dolce).** Edizioni Calderini Bologna. 101 pp.
- Stonedahl, G.M. y Lattin, J.D. (1986): The Corixidae of Oregon and Washington (Hemiptera: Heteroptera).** Technical Bulletin 150. Agricultural experiment Station. 84 pp.
- Strehlow, K., Davis, J., Sim, L., Chambers, J., Halse, S., Hamilton, D., Horwitz, P., McComb, A., Froend, R. (2005):** Temporal changes between ecological regimes in a range of primary and secondary salinised wetlands. **Hydrobiologia** 552: 17-31.
- Stumm, W. y Morgan, J.J. (1980). Aquatic chemistry.** John Wiley & Sons. Nueva York. 2ª edición.
- Syrett, P.J., (1981):** Nitrogen metabolism of microalgae. En: Platt, T. (Ed.), Physiological Bases of Phytoplankton Ecology. **Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.** 210: 182-210.
- Taguchi, S. (1976):** Relationship between photosynthesis and cell-size of marine diatoms. **Journal of Phycology**. 12 (2): 185-189.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M. y Usseglio-Polatera, P. (2002): Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie.** CNRS Editions. Paris. 587 pp.
- Taylor, J.C., Prygiel, J., Vosloo, A., de la Rey, P.A. y van Rensburg, L. (2007):** Can diatom-based pollution indices be used for biomonitoring in South Africa? A case study of the Crocodile West and Marico water management area. **Hydrobiologia** 592 (1): 455-464.
- Thom R.M. y Albright R.G. (1990):** Dynamics of benthic vegetation standing-stock, irradiance, and water properties in central Puget Sound. **Mar. Biol.** 104: 129-141.
- Thorp, J.H. y Covich, A.P. (Eds.) (1991): Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates.** Academic Press, Inc. 911 pp.
- Timms, B.V. (1983):** A study of benthic communities in some shallow saline lakes of Western Victoria, Australia. **Hydrobiologia** 105: 165-177.
- Timms, B.V. (1993):** Saline lakes of the Paroo. inland New-South-Wales. Australia. **Hydrobiologia** 267(1-3): 269-289.
- Timms, B.V. (1998):** Further studies on the saline lakes of the eastern Paroo, inland New South Wales, Australia. **Hydrobiologia** 381: 31-42.
- Toetz, D.W., Varga, L.P. y Loughran, E.D. (1973):** Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonia by reservoir plankton. **Ecology** 54: 903-908.
- Toetz, D.W., Varga, L.P. y Huss, G. (1977):** Observations on uptake of nitrate and ammonia by reservoir phytoplankton. **Arch. Hydrobiol.** 79: 182-192.
- Touchette, B.W. y Burkholder, J.M., (2000):** Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 250 (1-2): 133-167.

- Turley, C.M. (1993):** Direct Estimates of Bacterial Numbers in Seawater Samples Without Incurring Cell Loss Due to Sample Storage. Cap. 18. En: Kemp, P.F., Sherr, B.F., Sherr, E.B., Cole, J.J. (Eds.): **Handbook of methods in aquatic microbial ecology**. Lewis Publishers. 777 pp.
- Underwood, G.J.C., Phillips, J. Y Saunders, K. (1998):** Distribution gradients of estuarine benthic diatom species along salinity and nutrient gradients. **European Journal of Phycology** 33(2): 173-183.
- Underwood, G.J.C. y Provot, L. (2000):** Determining the environmental preferences on four estuarine epipellic diatom taxa: growth across a range of salinity, nitrate and ammonium conditions. **European Journal of Phycology** 35 (2): 173-182.
- Utermöhl, H. (1958):** Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol 9: 38.
- Urrea-Clos, G., Sabater, S. (2009):** Comparative study of algal communities in acid and alkaline waters from Tinto, Odiel and Piedras river basins (SW Spain). **Limnetica** 28 (2): 261-271.
- , Smolders, A.J.P., Rijkens, B.G.A., van Nes, E.H., van Katwijk, M.M. y Roelofs, J.G.M. (2008):** Toxicity of reduced nitrogen in eelgrass (*Zostera marina*) is highly dependent on shoot density and pH. **Oecologia** 158(3): 411-419.
- Van Donk, E., van de Bund, W.J. (2002):** Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. **Aquatic Botany** 72: 261-274.
- Van Vierssen, W., Van Kessel, C.M. y Van Der Zee, J.R. (1984):** On the germination of *Ruppia* taxa in western Europe. **Aquatic Botany**, 19 (3-4): 381-393.
- Vadeboncoeur, Y., Lodge, D.M., Carpenter, S.R. (2001):** Whole-lake fertilization effects on distribution of primary production between benthic and pelagic habitats. **Ecology** 82 (4): 1065-1077.
- Vanderklift, M.A. y Ponsard, S. (2003):** Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. **Oecologia** 136: 169-182.
- Vander Zanden M.J., Shuter, B.J., Lester, N., Rasmussen, J.B. (1999):** Patterns of Food Chain Length in Lakes: A Stable Isotope Study. **The American Naturalist** 154 (4): 406-416.
- Vander Zanden, M.J. y Rasmussen, J.B. (1999):** Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. **Ecology** 80 (4): 1395-1404.
- Vander Zanden, M.J. y Rasmussen, J.B. (2001):** Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. **Limnology and Oceanography** 46 (8): 2061-2066.
- Vanelslander, B., Creach, V., Vanormelingen, P., Ernst, A., Chepurnov, V.A., Sahan, E., Muyzer, G., Stal, L.J., Vyverman, W. y Sabbe, K. (2009):** Ecological differentiation between sympatric pseudocryptic species in the estuarine benthic diatom *Navicula phyllepta* (Bacillariophyceae)1. **Journal of Phycology** 45 (6): 1278-1289.
- Vanotti, M.B., Szogi, A.A y Hunt, P.G. (2003):** Extraction of soluble phosphorus from swine wastewater. **Transactions of the Asae** 46 (6): 1665-1674.
- Vareschi, E. (1987):** Saline lake ecosystems. **Ecological Studies** 61: 347-364.
- Velasco, J.L.; Soriano, O.; Alvarez, M. & A. Rubio. (1999):** Estudio limnológico de seis medios leníticos de La Rioja (España). **Ecología**, 13: 65-81.
- Velayos, M., Carrasco, M.a. y Cirujano, S. (1989):** Bot. Complutenses 14: 9-50. Edit. Universidad Complutense.
- Verduin, J. (1956):** Energy fixation and utilization by natural communities in western Lake Erie. **Ecology** 37: 40-50.

- Vermeer, C.P., Escher, M., Portielje, R. y de Klein, J.J.M. (2003): Nitrogen uptake and traslocation by *Chara*. **Aquatic Botany** 76: 245-258.
- Vidondo, B., Martínez, B., Montes, C. y Guerrero, M.C. (1993): Physico-chemical characteristics of a permanent Spanish hypersaline lake: La Salada de Chiprana (NE Spain). **Hydrobiologia** 267: 113-125.
- Vollenweider, R. A. (1969): Possibilities and limits of elementary models concerning the budget of substances in lakes. **Arch. Hydrobiol.** 66: 1-36.
- Vuorio, K., Lagus, A., Lehtimäki, J.M., Suomela, J. y Helminen, H. (2005): Phytoplankton community responses to nutrient and iron enrichment under different nitrogen to phosphorus ratios in the northern Baltic Sea. **Journal of experimental marine biology and ecology** 322 (1): 39-52.
- Wada, E. y Hattori, A. (1978): Nitrogen isotope effects in the assimilation of inorganic nitrogenous compounds by marine diatoms. **Geomicrobiology Journal** 1 (1): 85-101.
- Waiser, M.J. y Robarts, R.D. (1995): Microbial nutrient limitation in prairie saline lakes with high sulfate concentration. **Limnology & Oceanography** 40(3): 566-574.
- Waiser, M.J. (2001): Nutrient limitation of pelagic bacteria and phytoplankton in four prairie wetlands. **Archiv fur Hydrobiologie** 150 (3): 435-455.
- Wallace I.D., Wallace, B., Philipson, G.N. (1990): **A key to the case-bearing caddis larvae of Britain and Ireland**. Freshwater Biological Association. Scientific Publication N° 51. 237 pp.
- Wang, S.R., Jin, X.C., Zhao, H., Zhou, X. y Wu, F.C. (2007): Effects of *Hydrilla Verticillata* on Phosphorus Retention and Release in Sediments. **Water Air Soil Pollut** 181: 329–339.
- Wang, J., Wang, S.R., Jin, X.C., Zhu, S.Q. y Wu, F.C. (2008): Ammonium release characteristics of the sediments from the shallow lakes in the middle and lower reaches of Yangtze River region, China. **Environmental Geology** 55(1): 37-45.
- Walsh, G. Y Wenep, V. (2009): The influence of land use on water quality and diatom community structures in urban and agriculturally stressed rivers. **Water SA** 35 (5): 579-594.
- Weisner, S., Eriksson, G., Granéli, W. Y Leonardson, L. (1994): Influence of macrophytes on nitrate removal in wetlands. **Ambio** 23: 363-366.
- Welch, E.B. y Cooke, G.D. (2005): Internal phosphorus loading in shallow lakes: importance and control. **Lake and Reservoir Management** 21: 209–217.
- Wellborn, G.A., Skelly, D.K., Werner, E.E. (1996): Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** 27: 337–363.
- Wetzel, G. (1981): **Limnología**. Omega, Barcelona, ES
- Willen, E. (1991): Planktonic Diatoms- An Ecological Review. **Archiv fur Hydrobiologie**: 69-106.
- Williams, D.D. (2006): **The Biology of Temporary Waters**. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- 45 Chinese and Mongolian saline lakes - a limnological overview. **Hydrobiologia** 210(1-2): 39-66.
- Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes. **Hydrobiologia** 381: 191-201.
- Winter, T.C. (1999): Relations of streams, lakes and wetlands to groundwater flow systems. **Hydrogeology J.**, 7: 28-45.
- Wolfram, G., Donabauer, K., Schagerl, M., y Kowarc, V.A. (1999): The zoobenthic community of shallow salt pans in Austria - preliminary results on phenology and the impact of salinity on benthic invertebrates. **Hydrobiologia** 408: 193-202.

- Wollheim, W.M. y Lovvorn, J.R. (1995):** Salinity effects on macroinvertebrate assemblages and waterbird food webs in shallow lakes of the Wyoming high-plains. **Hydrobiologia** 310(3): 207-223.
- Yentsch, C.S. (1974):** Some aspects of the environmental physiology of marine phytoplankton: a second look. **Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.**, 12: 41-75.
- Yin, K., Harrison, P.J. y Dortch, Q. (1998):** Lack of ammonium inhibition of nitrate uptake for a diatom grown under low light conditions. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 228 (1): 151-165
- Yoshii, K., Melnik, N.G., Timoshkin, O.A., Bondarenko, N.A., Anoshko, P.N., Yoshioka, T., Wada, E. (1999):** Stable isotope analyses of the pelagic food web in lake Baikal. **Limnology and Oceanography** 44 (3): 502-511.
- Zimba, P.V. (1998):** The use of nutrient enrichment bioassays to test for limiting factors affecting epiphytic growth in Lake Okeechobee, Florida: confirmation of nitrogen and silica limitation. **Archiv für hydrobiologie** 141(4): 459-468.

Páginas web citadas:

<http://carto.alava.net/cartografia/inicio.htm>
<http://catastroalava.tracasa.es>
<http://www.riojalavesa.com>
<http://www.charophytes.com>

ANEXOS

ANEXO 1. FISICOQUÍMICA

Tabla A.1.1. Valores de las variables fisicoquímicas medidas en el transcurso del período de estudio (octubre de 2001-septiembre de 2007) en la laguna de Carralagroño.

Fisicoquímica del humedal																		
Fecha	Z(m)	DS	Tª	OD	CE	pH	Alc-t	P _{RS}	Pt	NO ₂	NO ₃	NH ₄	Ni	No	Nt	N/P	SiRS	
	(m)	(m)	(°C)	(mg/l)	(%)	(μS/cm)	(meq/l)	(μgP/l)	(μgP/l)	(μgN/l)	(μgN/l)	(μgN/l)	(μgN/l)	(μgN/l)	(μgN/l)		(mgSiO ₂ /l)	
07-11-01	0,00																	
15-12-01	0,08	0,08(fondo)																
22-01-02	0,08	0,08(fondo)	8,2	11,4	103	6130	8,60	2	64	2	546	<30	549	6426	6975	110	0,24	
22-02-02	0,09	0,09(fondo)	8,7	13,0	119	33900	8,46	3,31	2	287	5	329	<30	334	2679	3013	10	0,20
19-03-02	0,07	0,07(fondo)	19,5	10,0	115	42600	8,65	3,91	10	459	<1	844	59	902			0,53	
23-04-02	0,00																	
22-05-02	0,00																	
26-06-02	0,00																	
31-07-02	0,00																	
28-08-02	0,05	0,05(fondo)	19,2	7,7	90	63500	7,45	1,76										
21-09-02	0,00																	
19-10-02	0,03	0,03(fondo)																
15-11-02	0,03	0,03(fondo)																
19-12-02	0,13	0,13(fondo)	8,7	9,8	88	8995	8,10	1,79	1	38	2	214	<30	216	66	282	7	0,50
28-01-03	0,17	0,17(fondo)	9,9	10,1	94	11102	7,98	2,13	<1	55	3	123	<30	126	812	937	17	0,20
27-02-03	0,38	0,38(fondo)	8,8	11,4	104	6504	8,03	3,29	2	51	11	1791	<30	1802	994	2795	55	2,60
28-03-03	0,38	0,38(fondo)	11,6	11,2	107	9179	8,82	1,31	1	24	1	406	<30	408	51	459	19	0,10
25-04-03	0,36	0,36(fondo)	23,3	14,0	173	14150	10,55	1,95	1	20	2	597	<30	600	257	856	43	0,50
25-05-03	0,35	0,35(fondo)	21,5	11,3	123	16016	10,25	1,47	2	<10	<1	341	1102	1443	281	1724		0,70
26-06-03	0,21	0,21(fondo)	22,5	9,2	119	27621	9,76	1,71	1	28	<1	561	<30	561	1597	2158	76	0,50
18-07-03	0,07	0,07(fondo)	34,4	9,0	111	79547	9,67	3,30	23	128	7	2590	236	2833	4531	7365	57	3,90
30-08-03	0,00																	
24-09-03	0,00																	
22-10-03	0,10	0,10(fondo)	15,0	10,7	115	25700	8,55	2,91	2	120	1	634	<30	635	734	1369	11	0,76
27-11-03	0,15	0,00	6,1	10,7	92	24000	8,35	6,26	20	1489	4	429	<30	432	1297	1729	1	1,38
28-12-03	0,18	0,00	3,8	16,7	134	22700	8,62	6,50	6	772	<1	396	37	433	2176	2608	3	1,01
01-02-04	0,33	0,33(fondo)	7,1	12,9	119	15560	9,38	3,05	3	95	<1	564	71	634	805	1439	15	4,24
21-02-04	0,35	0,35(fondo)	3,4	12,2	99	15820	9,87											
06-03-04	0,45	0,45(fondo)	8,2	12,0	108	11020	8,68	1,96	6	45	16	1794	32	1842	766	2608	57	1,47
07-03-04	0,45	0,45(fondo)	10,2	14,9	141	12300	9,60											
30-03-04	0,51	0,51(fondo)	7,5	14,0	127	12200	9,90	1,77	6	28	22	856	<30	878	1421	2299	81	0,91
24-04-04	0,55	0,55(fondo)	18,0	13,9	157	11860	10,57	1,58	4	23	<1	471	39	510	432	942	41	4,32
02-06-04	0,55	0,55(fondo)	25,6	10,4	142	12690	10,39	1,37	6	43	2	106	33	141				0,01
30-06-04	0,40	0,40(fondo)	26,7	13,5	187	17240	9,94	1,06	7	44	<1	201		201	706	907	21	0,65
07-08-04	0,22	0,22(fondo)	30,0	14,1	199	28700	9,76	1,43	11	23	2	568	43	613	960	1573	68	1,15
08-09-04	0,11	0,11(fondo)	20,3	11,2	132	40200	9,54	2,09	8	120	2	815	<30	816	2089	2906	24	0,89

[illegible]

ANEXO 2. COMUNIDADES BIOLÓGICAS

Tabla A.2.1. Valores de concentración de clorofila *a* medidos en el transcurso del período de estudio (octubre de 2001-septiembre de 2007) en la laguna de Carralagroño.

Fecha	Chl <i>a</i> (µg/l)
22-01-02	1,4
19-12-02	8,2
28-01-03	1,9
27-02-03	28,3
28-03-03	1,5
25-04-03	0,3
25-05-03	2,2
26-06-03	0,9
18-07-03	4,0
22-10-03	9,5
01-02-04	0,9
24-04-04	1,1
07-08-04	0,2
05-10-04	3,3
13-01-05	4,7
08-04-05	0,2
06-11-05	62,5
08-12-05	7,5
18-01-06	2,7
15-02-06	0,5
14-03-06	0,5
24-04-06	1,4
18-05-06	0,7
16-06-06	0,4
13-07-06	0,7
14-02-07	139,5
05-03-07	11,9
07-04-07	0,2
28-04-07	0,2
01-06-07	0,7
05-07-07	2,9
04-08-07	1,2
01-09-07	1,3

Tabla A.2.2. Valores de densidad de las distintas especies de fitoplancton identificadas y contabilizadas en el transcurso del período de estudio (octubre de 2001-septiembre de 2007) en la laguna de Carralagroño.

		Fitoplancton																							
		Densidad: N° de Cel/ml																							
Fecha:	2002	2003						2004								2005		2006				2007			
	22-ene	28-ene	25-abr	18-jul	22-oct	27-nov	28-dic	01-feb	06-mar	30-mar	abr-04	30-jun	07-ago	08-sep	05-oct	13-ene	08-abr	18-ene	24-abr	13-jul	06-dic	14-feb	05-mar	07-abr	05-jul
LISTADO ESPECIES																									
<i>Bacillariophyceae</i>																									
<i>Achnanthes</i> sp		20	6																135						11
<i>Achnanthes daonensis</i>		3	5	1303				20			63		183		138	158	41		20	59					
<i>Achnanthes minutissima</i>						3	9	10								109	20	49							
<i>Amphora</i> sp											14				10	10	2		54	99				4	8
<i>Amphora ovalis</i>		13																		79					
<i>Amphora pediculus</i>																								19	19
<i>Amphora veneta</i>							10		9	1	1	2													
<i>Cocconeis placentula</i>						11	11	0	167	2	12	40	2	51							41				
<i>Cyclotella</i> sp			4					25							138	99	2		54	20					
<i>Cymbella amphicephala</i>																									
<i>Cymbella</i> sp	112	46	6		32			10			7				15	10			196	138					
<i>Diatoma mesodon</i>																									
<i>Diatoma</i> sp		240	3	59				5			14				79		5		244	79	204	20	985	15	31
<i>Eunotia bilunaris</i>									1																
<i>Fragilaria construens</i>	346																								
<i>Fragilaria crotonensis</i>								10																	
<i>Fragilaria nanana</i>																	20								
<i>Fragilaria</i> sp	1528	36																							
<i>Gomphonema angustum</i>																									
<i>Gomphonema gracile</i>		7																							
<i>Gomphonema parvulum</i>																10									
<i>Gomphonema</i> sp		56																					4	0	
<i>Gyrosigma acuminatum</i>			1					10											14						
<i>Navicula</i> sp		46					84	12	72						388	49	49		81	59	41	20	141	42	
<i>Navicula cincta</i>		105																							
<i>Navicula cocconeiformis</i>	863	299	5	39	64			10			28								54						
<i>Navicula cryptocephala</i>						4																			
<i>Navicula lanceolata</i>	325				32														27						
<i>Navicula ordinaria</i>	117	13																							
<i>Navicula rostellata</i>			2								7				30										
<i>Navicula tripunctata</i>																							4		
<i>Navicula trivialis</i>							6	1	6																
<i>Navicula veneta</i>					35	148	99	0	35	10	3	3	2							286		985		4	
<i>Nitzschia acicularis</i>				59													2	20					11		
<i>Nitzschia closterium</i>														122											
<i>Nitzschia compressa</i> var. <i>compressa</i>						317	134	4	9		2														
<i>Nitzschia constricta</i>							4	0	3	1													4	8	
<i>Nitzschia sigma</i>													0												
<i>Nitzschia umbonata</i>						2																			
<i>Pleurosigma</i> sp																									
<i>Pleurosigma</i> cf. <i>salinarum</i>						3	2	3	2	3	0														
<i>Pinnularia brandellii</i>				20							7				10										
<i>Pinnularia</i> sp																				39			4		
Sub total	3291	885	31	1481	163	488	357	120	304	17	159	44	186	561	469	444	72	89	881	573	530	82	2111	107	80
% del total	100	35	6	14	1	99	98	44	55	15	50	5	15	1	49	4	27	11	73	5	2	2	63	65	32

[illegible]

[illegible]

Tabla A.2.4. Biovolumen de las distintas especies de fitoplancton identificadas y contabilizadas durante el período de estudio (octubre de 2001-septiembre de 2007) en la laguna de Carralagroño.

Clase	Género y especie	Volumen celular (μm^3)
Bacillariophyceae	<i>Achnanthes minutissima</i>	42,88
	<i>Amphora veneta</i>	315,13
	<i>Aulacoseira granulata</i>	312,43
	<i>Cocconeis pediculus</i>	998,53
	<i>Cocconeis placentula</i>	717,09
	<i>Cyclotella ocellata</i>	116,23
	<i>Cyclotella</i> sp.	181,00
	<i>Eunotia bilunaris</i>	601,84
	<i>Fragilaria capucina</i>	186,71
	<i>Fragilaria nanana</i>	149,83
	<i>Fragilaria tenera</i>	249,75
	<i>Gomphonema olivaceum</i>	310,76
	<i>Navicula cincta</i>	150,05
	<i>Navicula cryptocephala</i>	265,02
	<i>Navicula trivialis</i>	660,10
	<i>Navicula veneta</i>	178,24
	<i>Navicula</i> sp.	62,03
	<i>Nitzschia acicularis</i>	264,87
	<i>Nitzschia closterium</i>	541,27
	<i>Nitzschia compressa</i> var. <i>compressa</i>	104,69
	<i>Nitzschia constricta</i>	245,82
	<i>Nitzschia sigma</i>	596,33
	<i>Nitzschia umbonata</i>	684,00
	<i>Pleurosigma</i> cf. <i>salinarum</i>	6843,49
Chlorophyceae	<i>Binuclearia tectorum</i>	168,20
	<i>Chlamydomonas</i> sp	138,79
	<i>Chlorella</i> sp.	371,62
	<i>Chlorolobion</i> cf. <i>saxatile</i>	14,27
	<i>Closteriopsis acicularis</i>	52,36
	<i>Dunaliella</i> sp.	33,38
	<i>Gloeomonas</i> sp.	246,57
	<i>Kirchneriella contorta</i>	8,14
	<i>Monoraphidium contortum</i>	22,68
	<i>Oedogonium</i> sp.	623,14
	<i>Scenedesmus opoliensis</i>	176,77
	<i>Schroederia indica</i>	389,70
	<i>Tetradron minimum</i>	123,38
	<i>Tetraselmis</i> sp.	415,20
Chrysophyceae	<i>Chromulina</i> cf. <i>ovalis</i>	85,12
	<i>Chromulina</i> cf. <i>ettlii</i>	77,95
	<i>Chromulina</i> sp	0,96
	<i>Codosiga furcata</i>	31,17
	<i>Mallomonas</i> sp.	692,43
	<i>Monosiga ovata</i>	70,36
Cryptophyceae	<i>Cryptomonas tenuis</i>	214,14
Cyanophyceae	<i>Anabaena</i> cf. <i>variabilis</i>	8,92
	<i>Anabaenopsis circularis</i>	30,26
	<i>Oscillatoria agardhii</i> *	1125,95
	<i>Oscillatoria</i> sp. *	1954,64
	<i>Phormidium tenue</i>	4,73
Dinophyceae	<i>Gymnodinium wawriake</i>	4065,53
Prymnesiophyceae	<i>Prymnesium parvum</i>	61,32
Zygnematophyceae	<i>Mougeotia</i> sp	2470,16
	<i>Spirogyra</i> sp.	8040,04

* volumen de una colonia

ANEXO 3. BIOENSAYO ADICIÓN DE NUTRIENTES

Tabla A.3.1. Composición de la comunidad fitoplanctónica en los mesocosmos del bioensayo de adición de nutrientes en la campaña t1, expresada en unidades de densidad y de biovolumen.

[illegible]

Tabla A.3.2. Composición de la comunidad fitoplanctónica en los mesocosmos del bioensayo de adición de nutrientes en la campaña t2, expresada en unidades de densidad y de biovolumen.

[illegible]

Tabla A.3.3. Composición de la comunidad fitoplanctónica en los mesocosmos del bioensayo de adición de nutrientes en la campaña t3, expresada en unidades de densidad y de biovolumen.

t3		Densidad (nºcel/ml)								Biovolumen (mm³/l)								
		t3_C-1	t3_C+1	t3_N-1	t3_N+1	t3_P-1	t3_P+1	t3_NP-1	t3_NP+1	t3_C-1	t3_C+1	t3_N-1	t3_N+1	t3_P-1	t3_P+1	t3_NP-1	t3_NP+1	
Cyanophyceae	Anabaenopsis circularis	0	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0,00090	0	0	0	0	
	Sub total	0	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0,00090	0	0	0	0	
	% del total	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
Chrysophyceae	Chromulina cf. etlii	0	5	0	720	0	11	0	46	0	0,00042	0	0,05615	0	0,00087	0	0,00358	
	Chromulin cf. ovalis	0	0	0	103	0	0	0	77	0	0	0	0,00880	0	0	0	0,00658	
	Codosiga furcata	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0,00004	0,00005	0	0	0	0	
	Sub total	0	5	1	825	0	11	0	123	0	0,00042	0,00004	0,06499	0	0,00087	0	0,01016	
	% del total	0	18	2	93	0	14	0	81	0	2	0	66	0	2	0	26	
Bacillariophyceae	Amphora veneta	0	0	2	0	7	0	2	0	0	0	0,00048	0	0,00205	0	0,00060	0	
	Aulacoseira granulata	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0,00048	0	0	0	0	
	Cocconeis placentula	2	19	0	11	0	62	0	19	0,00135	0,01372	0	0,00823	0	0,04419	0,00027	0,01372	
	Fragilaria capucina	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0,00029	0	0	0	0	
	Fragilaria nanana	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0,00065	0	0	0	
	Navicula cincta	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,00011	0,00000	0	0	0	
	Navicula sp	13	0	0	0	0	0	0	0	0,00082	0	0	0	0	0	0	0	
	Navicula veneta	0	0	0	0	0	4	5	1	0	0	0,00130	0	0	0,00068	0,00089	0,00020	
	Nitzschia compressa var. compressa	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,00008	0	0	
	Pleurosigma cf. salinarum	3	1	0	3	9	1	1	2	0,02141	0,00524	0,00262	0,02095	0,05944	0,00786	0,00786	0,01310	
	Sub total	18	20	2	18	20	67	8	22	0,02357	0,01896	0,00440	0,03007	0,06215	0,05280	0,00962	0,02702	
	% del total	55	68	3	2	100	86	9	15	95	95	36	30	100	98	45	70	
Chlorophyceae	Binuclearia tectorum	4	0	41	0	0	0	57	5	0,00063	0	0,00695	0	0	0	0,00953	0,00077	
	Chlamydomonas sp.	3	0	0	0	0	0	0	0	0,00035	0	0	0	0	0	0	0	
	Chlorolobion cf. saxatile	8	0	9	0	0	0	7	0	0,00011	0	0,00013	0	0	0	0,00010	0	
	Closteriopsis acicularis	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,00004	0	0	0	0	
	Dunaliella sp.	1	0	0	1	0	0	21	1	0,00004	0	0	0,00003	0	0	0,00072	0,00003	
	Monoraphidium contortum	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,00002	0	0	0	0	0	0	
	Scenedesmus opoliensis	0	3	0	15	0	0	0	0	0	0,00054	0	0,00271	0	0	0	0	
	Tetradron minimum	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,00009	0	0	0	0	
	Tetraselmis sp.	0	0	2	0	0	0	4	1	0	0	0	0,00064	0	0	0	0,00159	0,00048
	Sub total	15	4	52	18	0	0	89	7	0,00113	0,00056	0,00772	0,00287	0	0	0,01193	0,00127	
	% del total	45	13	94	2	0	0	91	4	5	3	64	3	0	0	55	3	
TOTAL		33	29	55	891	20	78	97	152	0,02470	0,01994	0,01215	0,09882	0,06215	0,05367	0,02155	0,03846	
% del total		100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	

Tabla A.3.4. Composición de la comunidad fitoplanctónica en los mesocosmos del bioensayo de adición de nutrientes en la campaña t4, expresada en unidades de densidad y de biovolumen.

t4		Densidad (n°cel/ml)								Biovolumen (mm³/l)							
		t4_C-1	t4_C+1	t4_N-1	t4_N+1	t4_P-1	t4_P+1	t4_NP-1	t4_NP+1	t4_C-1	t4_C+1	t4_N-1	t4_N+1	t4_P-1	t4_P+1	t4_NP-1	t4_NP+1
Cyanophyceae	Anabaena cf. variabilis	0	0	0	0	0	0	2610	0	0	0	0	0	0	0	0,02328	0
	Anabaenopsis circularis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Oscillatoria agardhii*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Oscillatoria sp.*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Phormidium tenue	0	0	0	0	0	0	545	0	0	0	0	0	0	0	0,00258	0
	Sub total	0	0	0	0	0	0	3156	0	0	0	0	0	0	0	0,02586	0
	% del total	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Chrysophyceae	Chromulina cf. ettliei	1	0	0	593	1	3	1995	494	0,00006	0	0	0,04624	0,00005	0,00024	0,15549	0,03849
	Chromulina sp.	0	1806	14443	0	0	0	0	0	0	0,00173	0,01380	0	0	0	0	0
	Codosiga furcata	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,00002	0	0
	Mallomonas sp.	0	0	31	2	0	0	0	2	0	0	0,02119	0,00106	0	0	0	0,00106
	Monosiga ovata	1	0	0	0	0	0	0	0	0,00005	0	0	0	0	0	0	0
	Sub total	2	1806	14473	595	1	4	1995	495	0,00011	0,00173	0,03499	0,04730	0,00005	0,00026	0,15549	0,03955
	% del total	6	98	54	96	1	3	9	85	1	11	6	28	1	0	6	82
Bacillariophyceae	Achnanthes minutissima	0	0	0	0	0	45	0	0	0	0	0	0	0	0,00192	0	0
	Amphora veneta	0	0	291	0	0	2	0	0	0	0	0,09160	0	0	0,00048	0	0
	Cocconeis placentula	0	13	10	5	1	10	0	5	0	0,00933	0,00731	0,00329	0,00050	0,00686	0	0,00384
	Fragilaria capucina	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0,00164	0	0
	Fragilaria tenera	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0,00048	0	0
	Gomphonema olivaceum	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,00024	0	0
	Navicula sp.	0	0	20	0	0	0	0	83	0	0	0,00127	0	0	0	0	0,00513
	Navicula trivialis	0	1	0	0	0	5	0	0	0	0,00051	0	0	0	0,00354	0	0
	Navicula veneta	0	0	153	0	0	0	0	0	0	0	0,02727	0	0	0	0	0
	Nitzschia closterium	1	2	5	0	0	0	0	0	0,00062	0,00083	0,00276	0	0	0	0	0
	Nitzschia constricta	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,00019	0	0	0	0
	Pleurosigma cf. salinarum	1	0	0	2	0	0	0	0	0,00524	0	0	0,01048	0	0	0	0
	Sub total	2	15	479	7	1	73	0	88	0,00586	0,01066	0,13021	0,01396	0,00050	0,01516	0	0,00897
	% del total	7	1	2	1	1	66	0	15	60	67	23	8	5	5	0	18
Chlorophyceae	Binuclearia tectorum	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0,00051	0	0	0	0
	Chlamydomonas sp.	22	24	61	2	55	0	16855	0	0,00303	0,00329	0,00849	0,00032	0,00761	0	2,33926	0
	Dunaliella sp.	0	0	11878	0	0	0	570	0	0	0	0,39649	0	0	0	0,01902	0
	Schroederia indica	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0,00274	0
	Tetradron minimum	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0,00043	0
	Tetraselmis sp.	2	1	0	0	3	0	0	0	0,00079	0,00032	0	0	0,00115	0	0	0
	Sub total	24	24	11939	5	58	0	17435	0	0,00382	0,00361	0,40499	0,00083	0,00876	0	2,36146	0
	% del total	87	1	44	1	98	0	77	0	39	23	71	1	94	0	93	0
Zygnematophyceae	Spirogyra sp.	0	0	0	13	0	33	0	0	0	0	0	0,10462	0	0,26770	0	0
	Sub total	0	0	0	13	0	33	0	0	0	0	0	0,10462	0	0,26770	0	0
	% del total	0	0	0	2	0	30	0	0	0	0	0	63	0	95	0	0
* n° colonias/ml																	
TOTAL		27	1845	26892	620	59	110	22585	583	0,00980	0,01600	0,57019	0,16671	0,00931	0,28312	2,54280	0,04851
% del total		100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Tabla A.3.5. Composición de la comunidad fitoplanctónica en los mesocosmos del bioensayo de adición de nutrientes en la campaña t5, expresada en unidades de densidad y de biovolumen.

t5		Densidad (n°cel/ml)								Biovolumen (mm³/l)							
		t5_C-1	t5_C+1	t5_N-1	t5_N+1	t5_P-1	t5_P+1	t5_NP-1	t5_NP+1	t5_C-1	t5_C+1	t5_N-1	t5_N+1	t5_P-1	t5_P+1	t5_NP-1	t5_NP+1
Cyanophyceae	Anabaena cf. variabilis	0	0	0	42	0	131	0	0	0	0	0	0,00037	0	0,00116	0	0
	Phormidium tenue	0	0	0	0	0	80	0	0	0	0	0	0	0	0,00038	0	0
	Sub total	0	0	0	42	0	210	0	0	0	0	0	0,00037	0	0,00154	0	0
	% del total	0	0	0	0	0	84	0	0	0	0	0	0	0	23	0	0
Chrysophyceae	Chromulina cf. ettliei	0	4	1601	16145	0	30	0	34	0	0,00029	0,12480	1,25851	0	0,00233	0	0,00266
	Mallomonas sp.	0	0	2	125	0	1	1689	0	0	0	0,00107	0,08651	0	0,00036	1,16925	0,00028
	Sub total	0	4	1603	16270	0	30	1689	35	0	0,00029	0,12587	1,34502	0	0,00269	1,16925	0,00295
	% del total	0	34	79	100	0	12	1	70	0	7	64	100	0	40	7	53
Bacillariophyceae	Amphora veneta	0	0	54	0	0	0	0	1	0	0	0,01701	0	0	0	0	0,00039
	Cocconeis placentula	0	5	0	0	1	1	0	0	0	0,00366	0	0	0,00077	0,00094	0	0
	Cyclotella sp.	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0,00043	0	0
	Fragilaria nanana	0	0	0	0	11	6	0	0	0	0	0	0	0,00161	0,00082	0	0
	Navicula sp.	45	0	0	0	0	0	0	0	0,00281	0	0	0	0	0	0	0
	Navicula veneta	1	0	231	0	18	1	0	1	0,00025	0	0,04124	0	0,00325	0,00009	0	0,00015
	Nitzschia closterium	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00014	0	0
	Nitzschia constricta	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,00020
	Pleurosigma cf. salinarum	1	0	2	0	0	0	70	0	0,00485	0	0,01056	0	0	0	0,48150	0
	Sub total	47	5	287	0	30	10	70	3	0,00791	0,00366	0,06881	0	0,00563	0,00243	0,48150	0,00074
	% del total	38	47	14	0	24	4	0	6	56	84	35	0	88	36	3	13
Chlorophyceae	Binuclearia tectorum	7	2	0	0	0	0	0	11	0,00119	0,00029	0	0	0	0	0	0,00180
	Chlamydomonas sp.	35	0	0	0	0	0	11730	0	0,00482	0	0	0	0	0	15,50715	0
	Dunaliella sp.	0	0	32	9	0	0	2322	1	0	0	0,00108	0,00031	0	0	0,07751	0,00004
	Gloeomonas sp.	0	0	0	0	0	0	493	0	0	0	0	0	0	0	0,12144	0
	Kirchneriella contorta	35	0	117	0	97	0	4995	0	0,00028	0	0,00095	0	0,00079	0	0,04065	0
	Scenedesmus opoliensis	0	0	0	0	0	0	563	0	0	0	0	0	0	0	0,09950	0
	Tetraselmis sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00012	0	0	0	0	0	0
	Sub total	76	2	150	9	97	0	120103	12	0,00629	0,00040	0,00204	0,00031	0,00079	0	15,84624	0,00184
	% del total	62	18	7	0	76	0	99	24	44	9	1	0	12	0	91	33
TOTAL		124	11	2039	16320	127	251	121862	49	0,01420	0,00435	0,19671	1,34570	0,00642	0,00666	17,49700	0,00553
% del total		100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Tabla A.3.6. Composición de la comunidad fitoplanctónica en los mesocosmos del bioensayo de adición de nutrientes en la campaña t6, expresada en unidades de densidad y de biovolumen.

t6		Densidad (n°cel/ml)								Biovolumen (mm³/l)							
		t6_C-1	t6_C+1	t6_N-1	t6_N+1	t6_P-1	t6_P+1	t6_NP-1	t6_NP+1	t6_C-1	t6_C+1	t6_N-1	t6_N+1	t6_P-1	t6_P+1	t6_NP-1	t6_NP+1
Chrysophyceae	Chromulina cf. ettliei	0	6	0	12626	0	4	0	8169	0	0,00050	0	0,98419	0	0,00030	0	0,63683
	Chromulin cf. ovalis	0	28	0	0	0	19	0	14	0	0,00236	0	0	0	0,00158	0	0,00118
	Codosiga furcata	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0,00013	0	0	0	0,00001	0	0
	Mallomonas sp.	4	1	2	875	0	10	3659	21	0,00265	0,00066	0,00157	0,60557	0	0,00723	2,53338	0,01442
	Monosiga ovata	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,00005	0	0
	Sub total	4	39	2	13500	0	34	3659	8204	0,00265	0,00365	0,00157	1,58976	0	0,00917	2,53338	0,65243
	% del total	1	79	0	99	0	79	3	79	7	58	2	99	0	70	14	63
Bacillariophyceae	Amphora veneta	0	0	32	0	1	0	0	0	0	0	0,01000	0	0,00043	0	0	0
	Cocconeis placentula	3	3	0	0	0	5	0	14	0,00206	0,00206	0	0	0	0,00360	0	0,00995
	Fragilaria nanana	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0,00043	0	0	0	0	0	0
	Navicula sp.	0	1	0	167	0	2	0	1902	0	0,00008	0	0,01033	0	0,00014	0	0,11797
	Navicula veneta	129	0	252	0	71	1	0	0	0,02304	0	0,04484	0	0,01274	0,00014	0	0
	Nitzschia constricta	2	0	0	0	1	0	0	0	0,00047	0	0	0	0,00017	0	0	0
	Pleurosigma cf. salinarum	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0,01551	0	0	0	0	0
Sub total	134	7	286	167	73	8	0	1916	0,02558	0,00257	0,07035	0,01033	0,01333	0,00389	0	0,12792	
% del total	48	14	17	1	46	19	0	18	70	41	84	1	95	30	0	12	
Chlorophyceae	Binuclearia tectorum	0	0	0	0	0	0	0	118	0	0	0	0	0	0	0	0,01985
	Chlamydomonas sp.	0	0	0	0	0	0	89567	0	0	0	0	0	0	0	12,43111	0
	Dunaliella sp.	0	3	0	21	0	1	211	839	0	0,00011	0	0,00070	0	0,00004	0,00705	0,00463
	Gloeomonas sp.	0	0	0	0	0	0	14916	0	0	0	0	0	0	0	3,67785	0
	Kirchneriella contorta	124	0	1408	0	86	0	633	0	0,00101	0	0,01145	0	0,00070	0	0,00515	0
	Tetraselmis sp.	17	0	0	0	0	0	0	0	0,00716	0	0	0	0	0	0	0
	Sub total	141	3	1408	21	86	1	105327	257	0,00816	0,00011	0,01145	0,00070	0,00070	0,00004	16,12116	0,02448
% del total	51	6	83	0	54	3	97	2	22	2	14	0	5	0	86	2	
Zygnematophyceae	Spirogyra sp.	0	0	0	0	0	0	0	28	0	0	0	0	0	0	0	0,22322
	Sub total	0	0	0	0	0	0	0	28	0	0	0	0	0	0	0	0,22322
	% del total	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22
TOTAL		279	49	1695	13688	159	43	108986	10404	0,03639	0,00632	0,08338	1,60079	0,01403	0,01310	18,65454	1,02805
% del total		100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100